

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Н. В. МАЦКЕВИЧ

ОХРАНА РЕДКИХ ГЕНОТИПОВ ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ



МОСКВА

ВО "АГРОПРОМИЗДАТ" 1987

Мацкевич Н. В. Охрана редких генотипов лесных деревьев и кустарников. — М.: Агропромиздат, 1987. — 207 с.

В монографии даны анализ результатов исследований и рекомендации по обнаружению, массовому производству и охране редких генотипов лесных деревьев и кустарников. Освещено значение гигантских и мутантных форм древесных пород в повышении продуктивности и улучшении качественного состава лесов СССР.

Для научных работников лесного хозяйства, охраны природы, биологов. Табл. 17, ил. 44, библиогр. — 160 назв.

Рецензенты: д-ра биол. наук Л. Ф. Правдин (ВНПО "Союзсортлес-сем"), В. А. Драгавцев (Краснодарский НИИСХ им. Лукьянченко), Н. Г. Васильев (ТСХА).

М $\frac{3902000000 - 410}{035(01) - 87}$ 69-87

В проблеме охраны природной среды важное место занимает сохранение и рациональное использование генофонда древесных пород как базы для лесной генетики, селекции и семеноводства, повышения продуктивности и улучшения качественного состава лесов, интродукции древесных растений.

Охрана генетического фонда лесных древесных пород в нашей стране отвечает требованиям Основ лесного законодательства и определяется "Положением о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР" [81]. Появлению этого документа предшествовали исследования многих отечественных ученых—специалистов в области лесной науки и практики, разработки которых положены в основу принципов и методов создания лесов будущего [74, 86, 87, 89, 93].

Охрана генофонда лесов от влияния неблагоприятных факторов внешней среды предполагает сохранение видов и внутривидовых категорий лесных деревьев и кустарников с уникальными (редкими) генотипами. К числу последних относятся популяции, а также внутрипопуляционные структуры (отдельные деревья, их группы и вегетативные клоны), среди которых могут быть и обладатели измененных генотипов.

В настоящее время изучению популяций сосудистых растений и их структур уделяется большое внимание [61, 75, 76, 87, 91, 112]. Популяционный анализ, использующий различные методы современной биологии и математического моделирования, стал одним из ведущих и перспективных направлений познания механизмов изменчивости видов и внутривидовых категорий.

Географическая (межпопуляционная) изменчивость видов четко проявляется при изучении их количественных и качественных признаков в пределах ареалов или отдельных крупных регионов. В сравнении с этим внутрипопуляционная изменчивость свидетельствует о многообразии генотипов и определенном сочетании их форм в различных популяциях.

Под популяцией в характеристике Л. Ф. Правдина понимается совокупность свободно скрещивающихся или потенциально способных к скрещиванию особей одного вида, занимающих в течение большого числа поколений определенную территорию и являющихся элементарной эволюционной структурой [74, 91]. При отсутствии резких качественных изменений внутрипопуляционных структур особи в пределах популяции связаны между собой общностью генофонда и территории.

В границах одного фитоценоза может быть несколько отдельных популяций, например, изолированных между собой фенологически: рано- и поздноцветущие формы. Кроме того, многие популяции пространственно изолированы, что ограничивает или исключает возможность их

свободного скрещивания: различные высотные пояса, боры на южной границе ареала вида (в Казахстане, Алтайском крае и др.).

Характеризуя популяции лесных древесных пород, следует отметить, что объем популяции, по мнению М. П. Абатуровой, складывается из трех величин: территории, численности особей на этой территории и генофонда [76] (в этом случае под генофондом подразумевается смесь различных генотипов и отдельных редких мутаций в концентрациях, отличающих одну популяцию от другой).

Многими исследованиями доказано, что в природных популяциях различных растений осуществляются процессы микроэволюции, т. е. самые мелкие эволюционные сдвиги, совершающиеся в сроки, соизмеримые с нашими наблюдательными возможностями. При этом рамки микроэволюции в отличие от эволюции ограничиваются процессами реализации наследственных изменений внутри видов.

К числу обладателей редких генотипов относятся геномные мутации (гапло-, поли- и анеуплоиды), особи и популяции, характеризующиеся специфическими особенностями кариотипа и наличием в нем дополнительных и кольцевых хромосом, популяции видов, занесенных в Красные книги СССР и союзных республик, спонтанные генные и хромосомные мутации, а также гибриды, происхождение которых доказано с помощью цитологических и других показателей. Описываемые категории редких генотипов выявлены преимущественно в лесах и лесопосадках СССР и на территории стран Западной Европы с умеренным климатом, в меньшей степени в данной работе представлены сведения, полученные на других континентах земного шара.

Особое внимание мы уделяем полиплоидным видам и особенно полиплоидным формам, которые возникают спонтанно или в условиях эксперимента. С современной точки зрения полиплоидия имеет немало важное значение в эволюции, а также практической селекции растений.

В изучении проблемы полиплоидии у растений ведущая роль принадлежит отечественным ученым. Под руководством Г. Д. Карпеченко были развернуты широкие исследования по разработке методов искусственного получения растений с умноженным набором хромосом, т. е. полиплоидов. Кроме того, он одним из первых обратил внимание на возможность использования в селекции растений гаплоидов, которые представляют интересный исходный материал для получения гомозиготных диплоидных линий, показал широкую распространенность полиплоидов в природе и осветил значение полиплоидии в практике выведения новых сортов. Работы Г. Д. Карпеченко впоследствии нашли широкое развитие как в нашей стране, так и за рубежом.

В числе многих других советских ученых, занимавшихся или занимающихся исследованиями в области проблем полиплоидии растений и животных, следует назвать Б. Л. Астаурова, П. А. Баранова, Л. П. Бреславец, А. Р. Жебрака, Т. С. Матвееву, Н. А. Лебедеву, В. В. Сахарова, О. Н. Сорокину, Е. П. Раджабли, В. С. Андреева, А. Н. Луткова и др.,

работами которых по праву может гордиться отечественная наука и практика.

Спонтанно возникшие триплоидные исполинские формы лиственных пород, в частности осины, имеют более крупные (на 27—33 % и более) листья, почки, пыльники и сережки, отличаются исключительной силой роста, особенно в молодом возрасте. Например, первая из обнаруженных в СССР триплоидных осин (шарыньская исполинская) в первые два года жизни превышала по энергии роста обычную, диплоидную осину в 7 раз, обладала относительно здоровой и хорошего качества древесиной и более высокой (примерно в 1,7—2 раза) продуктивностью.

Спонтанно возникшие триплоиды известны у некоторых видов топей, а также у березы, ольхи и других пород.

Тетраплоиды лиственных деревьев характеризуются еще более крупными листьями и другими органами, но в отличие от гигантских триплоидов имеют замедленный рост. Однако они представляют определенный интерес как исходный материал для дальнейшей селекции.

Отобранные в природе исполинские (триплоидные) формы следует использовать с целью их районирования, селекции и разработки способов массового размножения для непосредственного внедрения в производство. Тетраплоидные формы и отдельные тетраплоидные экземпляры лиственных пород могут найти применение в лесном семеноводстве и лесной селекции.

У хвойных пород в отличие от лиственных полиплоиды в естественных условиях встречаются редко, отличаются, как правило, рядом аномальных признаков и не выдерживают конкуренции с диплоидами. Правда, отдельные авторы (Kumar et al., 1966) считают, что у сосновых основное число хромосом не 12, а 6 и, следовательно, преобладающее у них $2n = 24$ следует рассматривать не как диплоидное, а как тетраплоидное. Однако такая точка зрения почти всеми исследователями отвергается, а научная ценность спонтанных полиплоидов хвойных и необходимость их изучения и охраны несомненны.

Определенное значение имеет полиплоидия и в интродукции древесных растений — этому вопросу посвящен ряд специальных исследований.

Известно большое число работ по искусственному получению полиплоидов, мутаций, а также внутри- и межвидовых гибридов древесных пород. Данный метод находит все большую практическую реализацию в лесной селекции наряду с так называемой "плюсовой селекцией". С помощью методов экспериментальной генетики и селекции можно воспроизводить и таким образом сохранять уникальные виды, формы и отдельные экземпляры древесных растений, которые в этом случае могут повторять имеющиеся в природе аналогичные типы наследственных изменений. К их числу относятся экспериментально полученные и изученные многими специалистами [4, 9, 127 и др.] полиплоиды сосны обыкновенной, осины и тополя белого, гибридов тополя белого с оси-

ной, тополя сереющего, тополя бальзамического, ольхи, березы и др.

Накоплено много данных [110, 128 и др.] по индуцированному мутагенезу древесных (лесных и плодовых) растений, который в настоящее время рассматривается как один из перспективных методов решения проблемы ускорения роста и производительности лесных древесных растений в сфере лесного хозяйства, агролесомелиорации и зеленого строительства.

В результате исследований Ф. Л. Щепотьева получено 60 мутантных форм таких видов деревьев и кустарников, как дубы черешчатый и волосистоплодный, каштан конский обыкновенный, клен серебристый, биота восточная, шиповник обыкновенный, айва японская, облепиха и др. [110].

У дуба черешчатого под влиянием гамма-лучей, диметилсульфата и других мутагенов индуцированы мутанты, отличающиеся большой силой роста и ранним плодоношением. Наряду с этим имеются интересные в декоративном отношении формы: карликовые, стелющиеся, плакучие и др. У каштана конского обыкновенного и клена серебристого получены хлорофильные, сложнолистные и другие мутанты. Выявлена многоформенность по плодам и габитусу куста в потомстве мутантных растений айвы японской и т. д.

Наряду с известными селекционными методами представляет интерес метод культивирования изолированных клеток и тканей древесных растений. Особое значение имеют гаплоидные эксплантаты как источники образования генетически разнородной культуры клеток, регенерирующих в определенных условиях разноплоидные и мутантные формы растений [110].

Клеточные и тканевые культуры, кроме их селекционной значимости, можно использовать для создания банков геноносителей, которые приобретают все большую роль в проблеме охраны генофонда растений, и тем более их редких генотипов [16].

Следует отметить, что планомерные исследования по лесной полиплоидии были начаты с 1956 г. в лаборатории лесной селекции, акклиматизации и лесного семеноведения Института леса АН СССР. В дальнейшем ряд работ по этой проблеме проводился под его руководством и в других научно-исследовательских учреждениях. Л. Ф. Правдин по праву считается одним из ведущих советских ученых в области разработки теории генетики, селекции и семеноводства лесных древесных пород и внедрения методов современной лесной генетики в практику лесного хозяйства.

Как уже отмечалось, к редким генотипам относятся некоторые популяции преимущественно основных и наиболее изученных лесообразующих пород, отличающиеся спецификой морфологической структуры и линейных параметров кариотипа (диплоидного набора хромосом) в сочетании с другими различиями на организменном уровне. Изучение кариотипических и других генотипических различий видов, природных

и культивируемых популяций у голосеменных имеет особое значение в связи с однообразием у них хромосомных чисел ($2n = 22-26$).

Межпопуляционные различия кариотипов могут проявляться по показателям суммарной длины диплоидного или гаплоидного наборов хромосом, величины отдельных хромосом, числа хромосом со вторичными перетяжками, частоты встречаемости вторичных перетяжек, их локализации, а также типу (на длинном или коротком плечах), морфологии района перетяжки и др. Наблюдается значительная изменчивость популяций по объему ядра и содержанию ДНК в клетке, а в некоторых кариотипах обнаружены кольцевые хромосомы.

Изменения кариотипа, например изменения по показателю формирования вторичных перетяжек, более, чем другие структуры хромосом, зависят от факторов внешней среды, отражают определенные сдвиги в уровне генотипической изменчивости и белковом метаболизме клеток, что обуславливает приспособляемость организма. Такие уникальные изменения могут закрепляться отбором и быть обнаружены, а в дальнейшем сохранены при изучении межпопуляционной изменчивости.

К категории редких генотипов относятся отдельные популяции и экземпляры некоторых видов голосеменных (ель сибирская, сосна обыкновенная), в кариотипе которых может быть от одной до трех добавочных (дополнительно к диплоидному набору) хромосом. Присутствие последних, особенно в больших количествах, оказывает неблагоприятное влияние на жизнедеятельность организма, что приводит в результате естественного отбора к элиминации растений с такими кариотипами (Суонсон и др., 1969). В то же время существует и обратная точка зрения, согласно которой наличие в кариотипе добавочных хромосом рассматривается как прогрессивный признак. Соответственно особи в популяции с добавочными и кольцевыми хромосомами должны рассматриваться как редкие; они имеют научное значение и подлежат охране. Это обстоятельство следует учитывать при отборе плюсовых деревьев и организации лесосеменных плантаций.

Выявление специфики кариотипа и кариотипических межпопуляционных различий имеет и большое таксономическое значение. Кариотипическая характеристика рассматривается как один из важных показателей, входящих в перечень тех критериев, которые определяют статус самостоятельного вида в отношении того или другого таксона (Завадский, 1968).

На основании данных кариотипических исследований было предложено, например, различать сосну меловую, занесенную в Красную книгу СССР, и сосну обыкновенную как самостоятельные виды [65]. В той же мере это относится и к ели аянской, которую О. П. Шершукова по характеру кариотипа популяций, произрастающих на Камчатке, относит к виду, объединяющему всю группу аналогичных таксонов охотского типа распространения [125]. Б. А. Бударегин на основании карио-

типических данных подтвердил правомочность выделения в ранг под-вида сосны кулундинской [11, 12].

В данной работе представлены сведения, относящиеся к таким редким генотипам древесных пород, как спонтанные мутации, и дан анализ причин их возникновения. Следует отметить, что под термином "мутации" мы подразумеваем генные (точечные) и хромосомные мутации; в сравнении с этим гапло-, поли- и анеуплоиды относятся к категории геномных мутаций (мутаций числа хромосом).

Известно, что, несмотря на обилие появляющихся в природе морфологических и других мутаций, например белохвойной (Мамаев, 1969) вариации ели сибирской, белоколючной формы ели европейской и др., вероятность их выживания относительно низка. Чаще всего редкие отклонения от нормы отдельных особей того или иного вида или небольших групп особей обнаруживаются не в лесу, а в питомниках, древесных школах и на обочине леса, что следует учитывать при организации охранных мероприятий. В то же время в отдельных регионах у ряда древесных пород спонтанная мутабельность довольно высока [54].

Естественно возникшие мутации растений, в том числе и древесных, относятся к редким ботаническим памятникам природы.

Гибридные популяции и межвидовые гибриды тоже можно рассматривать как представителей редких генотипов. Существует мнение, что гибридные популяции занимают различные по площади зоны интеграции и характеризуются сильно повышенной изменчивостью [59, 74, 93]. Гибридизации сопутствует расщепление гибридного потомства, что может привести к возникновению уникальных форм. Так, чернокорые особи березы повислой рассматриваются как результат фенотипического проявления гомозиготы, у которой все аллели фактора черной окраски находятся в рецессивном состоянии [28]. Значительный интерес представляют зоны интрогрессивной гибридизации близкородственных видов, потомство от которых представляет собой различные сочетания родительских типов.

Некоторые вопросы лесной полиплоидии освещались у нас в стране на всесоюзных совещаниях по лесной селекции. Данной проблеме посвящен ряд обзорных статей и специальных глав отдельных монографий отечественных и зарубежных авторов. Однако обобщенных данных по затронутому вопросу в отечественной литературе представлено недостаточно. Исключение составляет монография Н. А. Бородиной "Полиплоидия в интродукции древесных растений" [10], в которой, кроме общих проблем полиплоидии, освещены теоретические предпосылки ее использования при интродукции растений и результаты опытов с полиплоидами древесных пород. Само же явление полиплоидии находит еще недостаточное применение в лесоведческих исследованиях и в лесном хозяйстве, что требует его дальнейшей популяризации. Нет пока сводных данных и в отношении других категорий редких генотипов лесных древесных растений, в частности особей и популяций с добавоч-

ными хромосомами, а также с характерными особенностями кариотипа, спонтанных мутаций и гибридов, которые представляют собой не только уникальное явление, но и исходный материал для селекции и увеличения продуктивности лесов.

Недостаточно представлены в отечественной литературе обобщенные сведения о методах выделения, рационального использования и сохранения указанных выше категорий редких генотипов лесных деревьев и кустарников. Эта работа может быть осуществлена не только в естественных условиях произрастания, но и с помощью коллекционных культур, архивов клонов и, наконец, банков геноносителей, т. е. с помощью методов, которые используются при сохранении генофонда.

В этом отношении представляют интерес методические разработки по использованию тетраплоидов лиственных древесных пород в качестве компонентов гибридизации с обычными диплоидными растениями при свободном опылении для воспроизведения триплоидного, ценного в хозяйственном отношении потомства (Линдквист, 1954). Для этой цели тетраплоиды рекомендуется размножать и, следовательно, сохранять с помощью прививок на специальных семенных плантациях, где их высаживают через один ряд одновременно с диплоидами. По мнению же Ларсена (Larsen, 1956), тетраплоиды древесных растений можно также использовать как компоненты скрещивания с другими видами для выведения новых продуктивных гибридов.

В гл. V приведен список, содержащий перечень спонтанно возникших и описанных к настоящему времени полиплоидных видов и внутривидовых форм (вегетативных клонов и отдельных экземпляров) лиственных и хвойных деревьев и кустарников, произрастающих в основном в зоне умеренного климата.

При написании латинских названий растений, а также сокращений фамилий авторов при таксонах в книге использованы материалы сводки С. К. Черепанова [120]. При несоответствии наименований, имеющих место в работе и указанной сводке, употребляется система отсылок. В этом случае название таксона дается по классификации С. К. Черепанова, а в скобках со знаком равенства — название, которое фигурирует в использованной публикации. Если в сводке С. К. Черепанова отсутствует ссылка на таксон, имеющийся в описываемой работе, его название приводится в соответствии с оригиналом. Некоторые уточнения латинских названий сделаны на основании материалов сборника "Хромосомные числа цветковых растений" / Под ред. А. А. Федорова. — Л.: Наука, 1969. — 926 с.

МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПО СТРУКТУРЕ КАРИОТИПА И ДРУГИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

В последнее время в сфере лесной генетики и селекции изменчивость внутри вида (полиморфизм вида) анализируется на уровне популяций, т. е. с использованием метода, который приводит не только к познанию закономерностей процессов эволюции, но и способствует сбору сведений о генетическом фонде растительных ресурсов с целью их дальнейшего сохранения и рационального использования. Таким образом, популяция как основная форма существования вида и как его элементарная эволюционная единица становится главным объектом при изучении микроэволюционных процессов, отборе и сохранении ценного генофонда.

Исследованию закономерностей популяционной изменчивости на модели лесных древесных пород посвящено большое число работ, выполненных под руководством или при непосредственном участии Л. Ф. Правдина. В результате исследований у таких видов хвойных пород, как сосна обыкновенная, кедровые сосны, ели европейская и сибирская, лиственница Чекановского, лжетсуга Мензиса и др., при одинаковом числе хромосом диплоидного набора ($2n = 24$, а у лжетсуги $2n = 24 - 26$) обнаружен полиморфизм популяций, произрастающих в различных географических районах в границах основных ареалов или за пределами этих ареалов (так называемые изолированные популяции), не только по ряду морфологических признаков, но и структуре кариотипа [1, 11, 44, 51, 152].

В процессе анализа кариотипа, осуществляемого цитогенетическими методами с использованием главным образом отечественных методик [88 и др.], выявляют число, морфологию и количественные показатели хромосом: общую длину хромосомного набора, абсолютную и относительную длину отдельных хромосом и их плеч, центромерный индекс, индекс спирализации и т. д. В ряде случаев применяют способ наложения поликариограмм (Павулсоне и др., 1970), позволяющий графически изображать порядок распределения хромосом в наборе.

На основании данных поликариограмм, которые строят по показателям относительной длины хромосом и положения в хромосоме центромеры (центромерный индекс), составляют кариограммы (идиограммы) — схематические изображения кариотипов. В пределах идиограммы все хромосомы располагаются в порядке уменьшения их абсолютной длины. В случае если какая-то часть хромосом визуально не идентифицируется, ее выделяют как гомеомерную (немаркированную группу),

или группы, для которых определяют средние значения вышеуказанных параметров.

При выборе метафазных пластинок при поликариограммном анализе часто используется стандартизирующий критерий — индекс спирализации хромосом (Гиндилис, 1966). Однако в связи с тем, что он не всегда правильно отражает различия в абсолютных размерах хромосом, рекомендуется новый способ отбора пластинок с близкими значениями суммарной длины определенной части или всего хромосомного набора (Павулсоне, Иорданский, 1971).

Различия в характере поликариограмм и идиограмм свидетельствуют о различиях структуры кариотипов, т. е. о генотипических различиях сопоставляемых видов или популяций.

Для уточнения степени генетической связи между популяциями в сомнительных случаях некоторые авторы (Абатурова, 1978, и др.) используют формулу Грегориуса [136]. С помощью данной формулы для выявления популяционных различий кариотипов хвойных пород часто прибегают к сопоставлению таких показателей, как абсолютная длина хромосом и некоторые характеристики вторичных перетяжек.

Вторичным перетяжкам уделяется особое внимание при проведении популяционного кариотипического анализа [1, 65, 74, 107 и др.]. В районе вторичных перетяжек локализуется ядрышковый организатор, ответственный не только за образование ядрышка, но и синтез рибосомальной РНК (Кикнадзе, 1972). Соответственно предполагается, что степень развития вторичных перетяжек отражает не только уровень генетической изменчивости, но и интенсивность белкового синтеза, что рассматривается как один из механизмов адаптации к условиям обитания [70, 71]. Суммарная же частота встречаемости хромосом со вторичными перетяжками отражает интенсивность протекающих в популяции метаболических процессов.

При анализе вторичных перетяжек отмечаются частота их встречаемости, локализация в отдельных хромосомах и как количественный показатель — индекс локализации, расположение на длинном или коротком плечах хромосом и т. д. Показатели частоты встречаемости и локализации вторичных перетяжек используют для построения дополнительных поликариограмм с целью идентификации отдельных хромосом в гомеоморфных группах [76]. Перечисленные характеристики могут, кроме того, служить критериями для выявления с помощью формулы Грегориуса степени выраженности генетического родства между популяциями [74].

Межпопуляционная изменчивость выявляется также по показателю степени спирализации метафазных хромосом. Для этой цели строят графики, где на оси абсцисс откладывают значения индексов спирализации, а на оси ординат — частоту встречаемости их определенных значений. Дву- и многовершинность графика индекса спирализации хромосом от-

ражает гетерогенность структуры популяций древесных пород и в ряде случаев их гибридное происхождение.

В последнее время в методику описания кариотипов растений предложено ввести такой показатель, как "коэффициент сокращения" K_c [26].

Он определяется как процентное отношение длины хромосомы после предобработки к длине хромосомы без предобработки. Это позволяет выявить степень изменения размеров хромосом в результате всей суммы воздействий предобработки и делает возможным сопоставление результатов различных исследований; K_c может быть определен по одной маркерной хромосоме (самой большой или самой маленькой, спутничной и т. д.). Необходимость использования такого коэффициента вызвана тем, что размеры хромосом изменяются в 1,5–2,5 раза в зависимости от условий выращивания растений, методов предфиксационной обработки, способа фиксации и др.

В качестве других показателей внутри- и межпопуляционных различий можно назвать объем ядра, содержание ДНК в пересчете на клетку и хромосому, аллельный состав ферментов (изоферментный состав), поскольку изоферменты, являясь продуктами и соответственно метчиками генов, дают представление о генетической структуре исследуемого объекта и др. [73, 76, 133, 157].

Несомненный интерес представляют также редкие популяции и внутривидовые структуры некоторых хвойных пород (елей сибирской и ситхинской и др.), характеризующиеся наличием в кариотипе добавочных и кольцевых хромосом. Следовательно, выявление меж- и внутривидовых различий с помощью кариотипического анализа и изучение кариотипа видов, занесенных в Красные книги, представляют собой независимо от применяемых методик действенный метод инвентаризации генофонда древесных пород и обнаружения их редких генотипов.

1. МЕЖВИДОВЫЕ И МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ ЕЛИ

В этом разделе мы остановимся не только на примере кариотипических, т. е. генетических, различий популяций на модели ели, но и на их различиях по морфологическим признакам, т. е. по фенотипу, еще раз подтвердив точку зрения, что на уровне популяций проявляется внутривидовая изменчивость многих взаимосвязанных признаков. Это свидетельствует об эволюционной автономности популяций и их принадлежности к самостоятельным микроэволюционным единицам, представляющим в ряде случаев объект обязательной охраны.

МЕЖВИДОВЫЕ И МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ. Популяции ели в западной части ареала по многим морфологическим и анатомическим признакам, а также эколого-физиологиче-

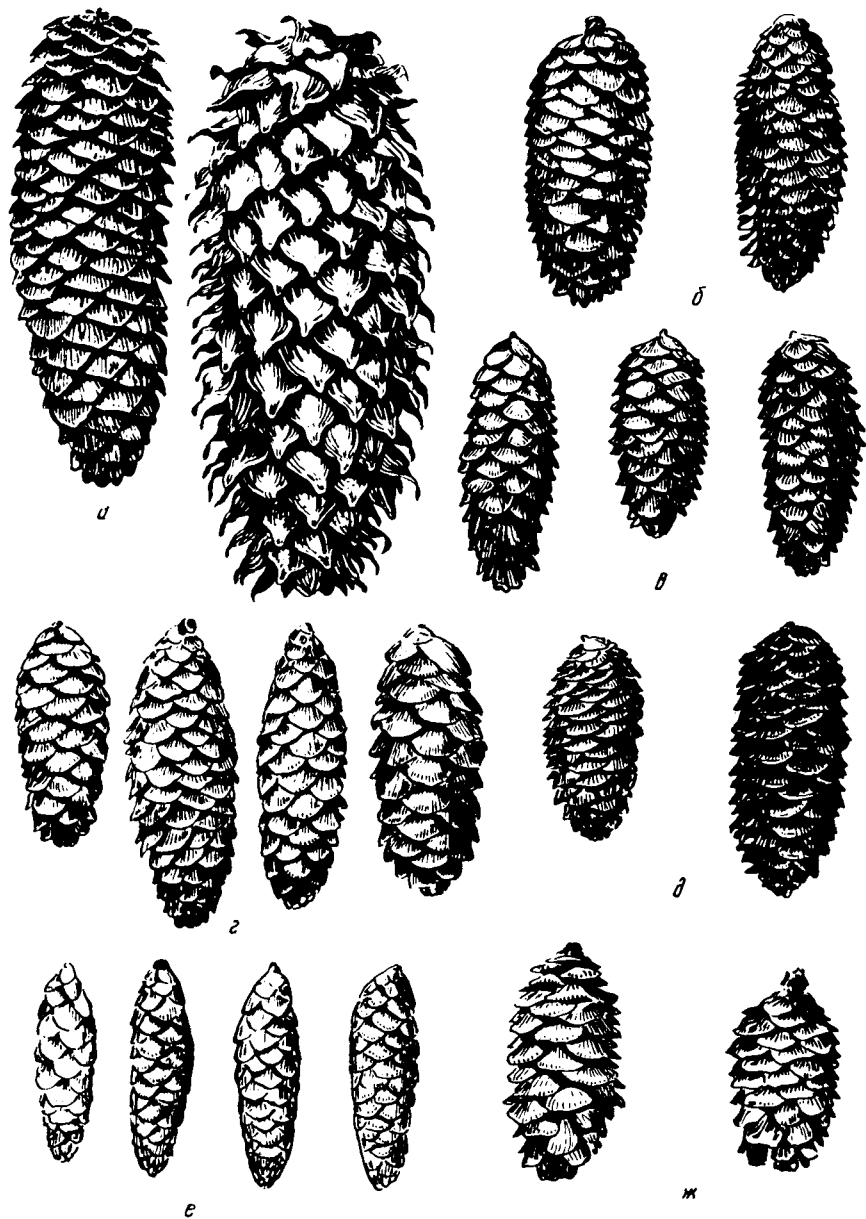


Рис. 1. Межвидовые и межпопуляционные различия по величине и морфологии шишек и форме семенных чешуй ели европейской и ели сибирской и их спонтанных гибридов (по Правдину, 1975); в пределах каждой популяции буквенным обозначением показано разнообразие внутрипопуляционных структур

ским особенностям резко отличаются от популяций ели в Сибири, поэтому этим двум таксонам присвоен статус следующих видов: ели европейской — *Picea abies* (L.) Karst. на западе и ели сибирской — *Picea obovata* Ledeb. на востоке [85]. Популяции указанных видов значительно удалены друг от друга, их ареалы не перекрываются и панмиксия между ними исключена [74]. Однако у елей европейской и сибирской имеются гибридные популяции, которым в некоторых местообитаниях даже присвоен статус вида, например ель финская [*Picea* × *fennica* (Regel) Kom.]. Гибридные популяции занимают зоны интеграции названных видов и характеризуются, как и другие межвидовые гибриды, сильно выраженной изменчивостью.

В результате исследований установлено, что при изучении морфологической изменчивости ели европейской и ели сибирской первостепенное значение имеют такие показатели, как морфология и размеры шишек, форма семенных чешуй [74, 85 и др.]. Видовые, а также меж- и внутр. популяционные различия этих показателей у названных елей представлены на рис. 1.

Внутрипопуляционные различия по семенным чешуям наблюдаются у ели европейской из Литовской ССР (рис. 1а), представленной формами *typica* и *acuminata*. Разнообразие по морфологии и величине шишек отмечается у популяций ели сибирской, произрастающей в различных эколого-географических районах: на Кольском п-ове (рис. 1е); в Свердловской обл., в окрестностях Ивделя (рис. 1ж); в Восточно-Казахстанской обл., в районе Лениногорска (рис. 1д); в Тувинской АССР, вблизи пос. Ярким (рис. 1в). Гибридная ель *Picea abies* × *P. obovata* представлена популяцией ели финской из Карельской АССР (рис. 1з) и популяцией данного гибрида в Свердловской обл., окрестности Красноуфимска (рис. 1б). По морфологии шишек у гибридных популяций преобладали признаки ели сибирской, однако между ними, как и в случае исходного вида, наблюдались определенные межпопуляционные различия.

МЕЖВИДОВЫЕ И МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПО СТРУКТУРЕ КАРИОТИПА. Кариотипический анализ различных видов ели проводился в нашей стране рядом исследователей. В их числе можно назвать Л. Ф. Правдина и О. П. Шершукову, изучавших ель европейскую, произрастающую в высокогорной части Карпат, Л. А. Скупченко, которая изучала ель сибирскую на севере Коми АССР, и др.

Сопоставление результатов ряда исследований показало, что при $2n = 24$ по морфологии хромосом между кариотипами елей европейской и сибирской существуют определенные различия. Так, кариотип ели европейской в условиях Карпат характеризовался тем, что имел 8 пар метацентрических (равноплечных), 3 пары субметацентрических (неравноплечных) и пару акроцентрических (второе плечо очень маленькое и в большинстве случаев неразличимо) хромосом. Для этого же вида, но произрастающего в Литовской ССР (рис. 2а) было выделено 8 пар

метацентрических и 4 пары субметацентрических хромосом [18]. В сравнении с этим кариотип ели сибирской из Коми АССР (верхнее течение р. Ижма) имел более выраженные отличия кариотипа: 8 пар мета- и субметацентрических и 4 пары акро- и субacroцентрических хромосом [104].

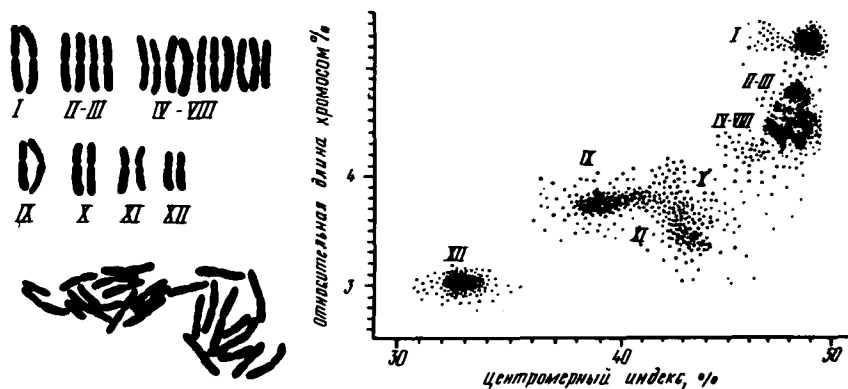
Наглядным примером может служить сравнительное кариотипическое изучение аллопатрических и симпатрических популяций ели, т. е. популяций с неперекрывающимися ареалами и представленными чистыми видами (елями европейской или сибирской) и гибридных популяций названных видов с перекрывающимися ареалами [74]. К аллопатрическим были отнесены популяции из Литовской ССР (см. рис. 1а) и Восточно-Казахстанской обл. (юго-западная часть Алтая), а к симпатрическим — популяции из Карельской АССР (см. рис. 1з) и Пермской обл. Для всех популяций, кроме популяций из Алтайского края, было характерно одинаковое число хромосом ($2n = 24$). Однако по кариотипическим особенностям, выявленным по показателям относительной длины хромосом и центромерного индекса, они в большей или меньшей степени различались. В частности, в кариотипе популяции ели европейской из Литовской ССР (см. рис. 2а) наряду с указанными выше морфологическими характеристиками были выделены I, II и III индивидуальные пары хромосом, которые отличались наиболее крупными размерами по сравнению с другими хромосомами в наборе. Идентификация IV — VIII пар была затруднена из-за их близких морфометрических показателей. Кроме того, в данном кариотипе идентифицированы IX, X, XI и XII пары гомологов (гомологичных хромосом), из которых IX и X пары были относительно одинаковыми по величине. Аналогичные результаты получены на соответствующей поликардиограмме.

В популяции ели сибирской из района Алтая (рис. 2б) кариотип подобен таковому у пермской гибридной популяции: индивидуально-хромосомами считаются XI и XII пары, а пары I — VIII и IX — X объединены в две группы. Исключение составляет наличие у данного кариотипа добавочных хромосом.

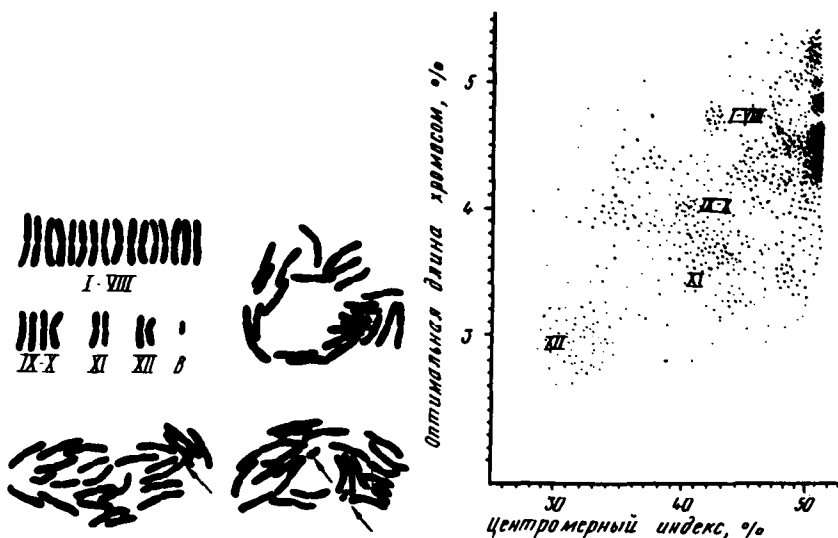
Кариотипы гибридных популяций с преобладанием признаков ели сибирской менее резко отличались друг от друга, чем от аллопатрической литовской популяции.

У популяций из Карельской АССР (рис. 2в) и Пермской обл. (рис. 2г) I — VIII пары хромосом представляли собой гомеоморфные группы. Вторые группы неидентифицированных хромосом были представлены в кариотипе карельской популяции X — XI парами, а в кариотипе пермской популяции — IX — X парами. Индивидуально идентифицированы IX и XII пары у карельской и XI и XII пары у пермской популяций.

Кариотипы ели и ее гибридов были проанализированы также по показателю индекса спирализации хромосом. Оказалось, что степень спирализации хромосом в исследованных кариотипах варьирует в широ-



а)



б)

Рис. 2. Кариограммы, микрофотографии метафазных пластинок (слева) и поли-

аллопатрические популяции: а – ель европейская (Лж.овская ССР); б – ель сим-
мосомы; симпатрические популяции; в – из Карельской АССР; г – из Пермской



I-VIII



IX

X-XI

XII



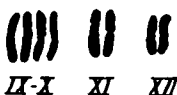
Относительная длина хромосом, %

Центромерный индекс, %

в)



I-VIII



IX-X

XI

XII



Относительная длина хромосом, %

Центромерный индекс, %

г)

кариограммы карiotипов аллопатрических и симпатрических популяций ели

бирская (Восточно-Казахстанская обл., район Алтая); стрелками показаны В-хро-
мол.

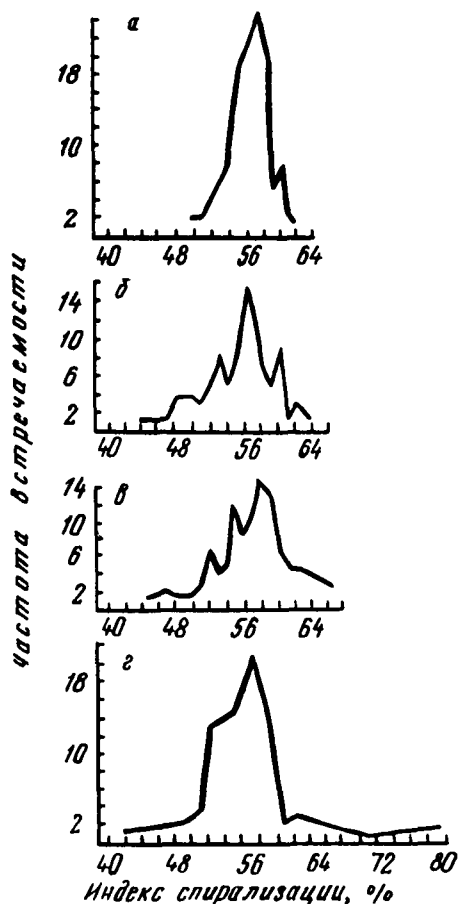


Рис. 3. Вариация степени спирализации хромосом в кариотипах аллопатрических (а, б) и симпатрических (в, г) популяций ели (по Правдину и др., 1978)

ких пределах (рис. 3). Однако характерно, что у кариотипов популяций чистых видов варьирование частотных распределений индекса спирализации представлено одновершинной кривой, близкой к кривой нормального распределения, а у гибридных популяций — многовершинными кривыми.

Из приведенных примеров следует, что по признаку морфологии и визуальной идентификации хромосом в кариотипе различия между ними могут быть более существенными, чем между популяциями в пределах одного вида.

Кариотипы гибридных популяций ели с преобладанием признаков одного из родителей имеют с ним более близкое сходство, чем со вторым родительским видом. В симпатрических популяциях ка-

риотипы характеризуются, кроме того, повышенной гетерогенностью по степени спирализации хромосом, что, в свою очередь, может свидетельствовать об их гибридном происхождении и соответственно принадлежности к редким генотипам.

2. МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ КАРИОТИПА И ГЕНОТИПА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

В качестве нескольких примеров сравнительного изучения кариотипов сосны обыкновенной можно назвать работы Г. А. Абатуровой [74], В. А. Бударagina [11, 12] и др.

СОСНА ОБЫКНОВЕННАЯ, ПОДВИД ЛЕСНАЯ (ЕВРОПЕЙСКАЯ). При изучении кариотипов подвида сосны обыкновенной (*Pinus syl-*

vestris L. subsp. sylvestris L.) в европейской части СССР сопоставлялись ленинградская, литовская, московская, пензенская, башкирская и белорусская географические популяции. В основу возможных межпопуляционных различий были положены показатели количества вторичных перетяжек, суммарной длины метафазных хромосом диплоидного набора и степень спирализации хромосом в каждой популяции [74].

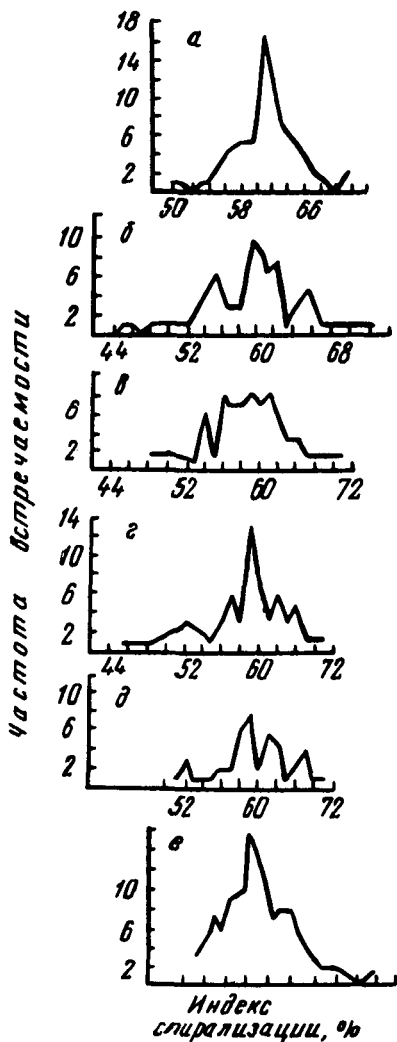
По частоте встречаемости вторичных перетяжек и их локализации в хромосомах исследованные популяции обнаружили близкую генетическую связь. То же можно сказать и в отношении межпопуляционных различий по абсолютной длине хромосом. Различались популяции по степени спирализации хромосом, показатели которой варьировали в сопоставляемых популяциях в очень широких пределах — от 44 до 72 %. Графики естественных распределений индексов спирализации хромосом (рис. 4) имели в данном случае вид многовершинных кривых в центральных популяциях (литовской, московской, пензенской и башкирской) и почти одновершинных — на периферии ареала подвида (белорусская и ленинградская популяция).

На основании этих данных сделан вывод, что одновершинные графики, свидетельствующие об относительном сходстве индексов спирализации хромосом, соответствуют более древним и изолированным от основного ареала популяциям сосны [74].

СОСНА ОБЫКНОВЕННАЯ,

Рис. 4. Графики частотных распределений индексов спирализации хромосом *Pinus sylvestris* subsp. *sylvestris* (по Абатуровой, 1978):

а — Ленинградская обл.; б — Литовская ССР; в — Московская обл.; г — Пензенская обл.; д — Башкирская АССР; е — Белорусская ССР



ПОДВИД КУЛУНДИНСКАЯ. Исследования В. А. Бударagina [11, 12] преследовали цель описания кариотипов и изучения характера их морфометрической изменчивости для выявления степени генетических различий изолированных популяций сосны кулундинской (*Pinus sylvestris* L. subsp. *kulundensis* Sukacz.) в Северном и Центральном Казахстане, а также на Южном Урале. Естественные насаждения этой сосны, выделенной В. Н. Сукачевым и Л. Ф. Правдиным как подвид сосны обыкновенной, представлены в названных регионах островными и ленточными борами, которые в силу их большой пространственной изоляции рассматривались как отдельные популяции [11].

Объектами исследований были популяции, которые по географическому расположению условно разделены на три группы: западную, южную и восточную. В западную группу входили челябинская степная популяция, относящаяся к основной популяции вида, и островные боры Кустанайской обл. (Ара-Карагайский, Аман-Карагайский и Наурзумский). Южная группа объединила баян-аульскую, каркаралинскую и кзыл-райскую популяции. Восточную группу образовывали ленточные боры Долонского, Чалдайского и Барнаульского лесхозов, самарская и ленингородская популяции. Четвертой группой можно назвать кокчетау-мунчактинскую популяцию, которая представляла отдельную общность [11].

Было установлено, что в кариотипах всех изученных популяций сосны кулундинской идентифицировались три самые короткие индивидуальные хромосомы (рис. 5, 6). Остальные хромосомы по линейным параметрам были объединены в две гомеоморфные группы: I — IV и V — IX параметры в кариотипах популяций западной и южной групп; I — V и VI — IX пары в кариотипах популяций восточной группы; I — III и IV — IX пары в кариотипе кокчетау-мунчактинской популяции.

По сумме абсолютной длины всех хромосом и хромосомных групп были выявлены незначительные достоверные различия между отдельными популяциями. Некоторое исключение представляла кокчетау-мунчактинская популяция, которая, как и челябинская материковая популяция, характеризовалась повышенной изменчивостью некоторых кариотипических количественных характеристик.

Интересным оказался факт дифференциации вышеуказанных групп популяций сосны кулундинской по числу хромосом с вторичными перетяжками (см. рис. 6): с четырьмя парами — кариотип кокчетау-мунчактинской популяции; с пятью парами — кариотипы популяций Южного Урала, островных боров Кустанайской обл. и боров Баян-Каркаралинской группы (популяции западной и южной групп); с шестью парами — кариотипы популяций ленточных боров, самарской и ленинградской популяций (популяции восточной группы).

На основании полученных данных, свидетельствующих о незначительности полученных различий, высказано предположение, что популяции сосны кулундинской в Казахской ССР по кариотипу относительно

однородны [11, 12]. Однако данная точка зрения нам кажется не совсем правильной в силу наличия определенной кариотипической неидентичности исследованных групп популяций, что свидетельствует об их генетической дивергенции. Кроме того, изолированность от сплошного ареала и значительные отличия по ряду других признаков от материковой популяции делают сосну кулундинскую интересным объектом, подлежащим охране. Не вызывает сомнения и тот факт, что благодаря низкой изменчивости морфологических параметров хромосом кариотип каркарапинской популяции рассматривается как модельный кариотип сосны в популяциях Казахстана [12].

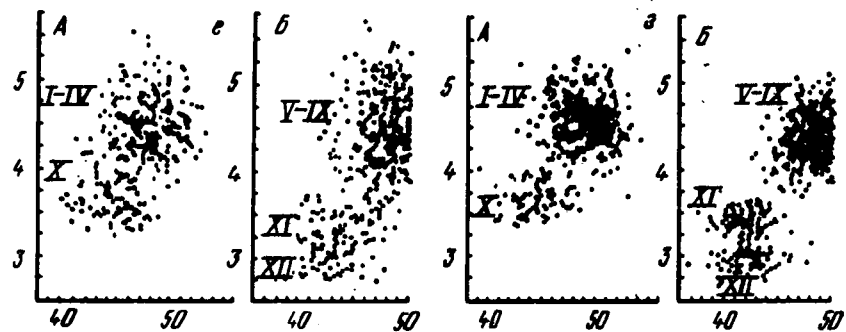
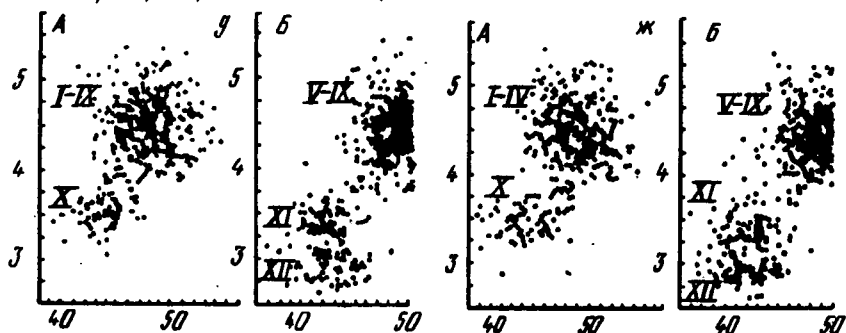
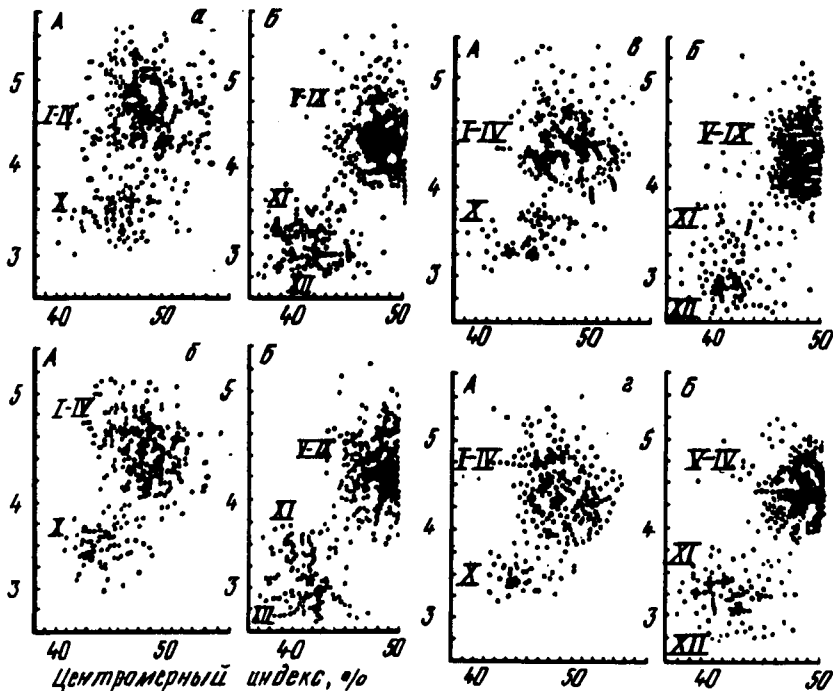
БОЛОТНЫЙ ЭКОТИП СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ. Исследования данного экотипа, обобщенные в сборнике "Особенности формирования популяций сосны обыкновенной" [76], преследовали цель проанализировать на примере лесных древесных пород роль экологических факторов в образовании популяции как единой, устойчивой и самовоспроизводящейся структуры. Для этого были сопоставлены генетически отличающиеся друг от друга популяции (различия доказаны методом электрофореза ферментов) сосняка сфагнового, произрастающего на Петриловском болоте верховного типа в Западнодвинском лесхозе Калининской обл., и сосняка чернично-брусничного в суходольных условиях того же региона.

Сравнительным кариотипическим изучением названных популяций было установлено, что по линейным параметрам хромосом болотная сосна не отличается от суходольной [76]. Однако характерной чертой кариотипа сосны по болоту было большее по сравнению с изученными к настоящему времени популяциями сосны из других экологических условий число вторичных перетяжек, а также разнообразие их локализации на хромосомах: на длинном или коротком плечах, одновременно на обоих плечах и две перетяжки в пределах одной хромосомы. Вторичные перетяжки у данного кариотипа наблюдались у всех хромосом набора, за исключением XII пары.

График частотного распределения индекса спирализации хромосом в описываемом исследовании имел многовершинную кривую, что свидетельствовало о высоком полиморфизме хромосом болотной сосны. По аналогии с ситуацией, возникающей в пределах зон гибридизации [74], данное явление объясняется действием непрерывно поступающей в результате перекрестного опыления генетической информации, получаемой от окружающих сосновых насаждений.

Различия между болотной и суходольной популяциями сосны обыкновенной проявлялись и по другим показателям. В частности, их сравнение по распределению красно- и желтопыльниковых форм показало, что сосняк на болоте и сосняк на суходоле были неодинаковы по этому признаку. Процент краснопыльниковых форм у сосняка сфагнового (на болоте) составлял 23–28 %, а у сосняка чернично-брусничного (на суходоле) – 4,3 %.

Относительная длина хромосом, %



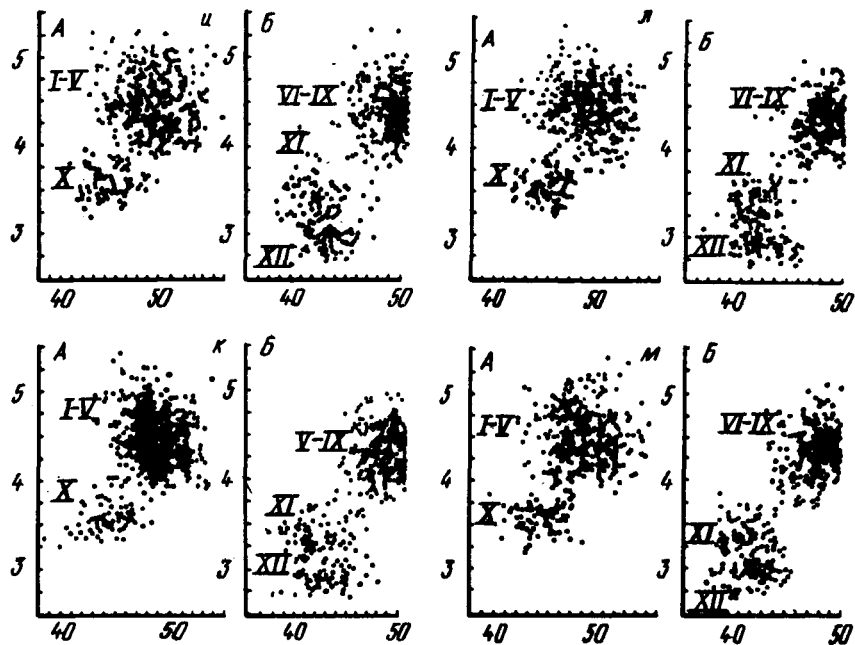


Рис. 5. Поликариограммы хромосом сосны кулундинской со вторичными перетяжками (А) и хромосом, не имеющих их (Б) (по Бударягину, 1973):

популяции: а — челябинская степная; б — ара-карагайская; в — аман-карагайская; г — наурзумская; д — баян-аульская; е — каркаралинская; ж — кзыл-райская; з — кокчетав-мунчактинская; и — самарская; к — ленингорская; л, м — ленточные боры соответственно Долонского и Барнаульского лесхозов

Кроме того, исследуемые популяции сосны обыкновенной различались по аллельному составу и концентрации аллелей (изоферментов) трех ферментов: эстеразы, лейцинаминопептидазы и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Духарев, Полозова, 1984).

Аллельный состав ферментов, определяемый методом электрофореза, позволяет судить о генетической структуре (генотипе) организмов, поскольку при этом удается получать электрофореграммы в виде полос изоферментов (вариантов одного фермента). По числу и взаимному расположению полос электрофореграммы специфичны для видов и популяций, строго наследуются и представляют фенотипическое (видимое) выражение аллелей генов, контролирурующих те или иные признаки. Например, в электрофореграмме сосняка чернично-брусничного (на суходоле) отсутствовал один аллель лейцинаминопептидазы, но особо большие различия были обнаружены в ферментной системе глюкозо-6-

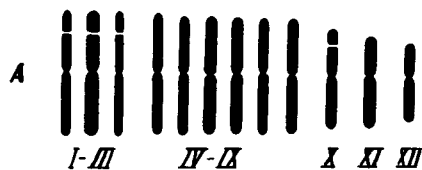
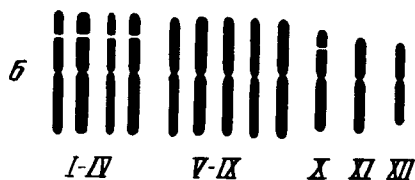


Рис. 6. Кариогаммы сосны кулундинской в изолированных популяциях Казахстана (по Бударагину, 1973):

А — кокчетау-мунчактинская популяция; Б — популяции западной и южной групп; В — популяции восточной группы



фосфатдегидрогеназы, участвующей в процессе дыхания (табл. 1). Применительно к вышеназванной системе обнаружена одна область ферментной активности, которая контролируется геном А с четырьмя аллелями ($A_1 - A_4$).

Предполагается, что в процессе существования сосны на болоте в ее ферментных системах вырабаталось большое разнообразие изоферментных спектров. А поскольку изоферменты отличаются



1. Частота аллелей глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у деревьев сосны обыкновенной на болоте и сухозоле, % (по Духареву и Полозовой, 1984)

Аллель	Сосняк на болоте	Сосняк на сухозоле
A_1	88,4*	95,4
A_2	7,8	4,6
A_3	3,2	0
A_4	0,6	0

Примечание. Числовые выражения представлены в процентах от общей суммы аллельного обеспечения.

друг от друга разной степенью адаптации к факторам среды, их количество и концентрацию определяет в известных пределах возможность существования популяции в экстремальных условиях.

На основании вышесказанного можно сделать вывод, что исследованная популяция или группа сходных популяций болотного экотипа

сосны обыкновенной генетически дифференцирована относительно окружающих ее сухоходольных насаждений. В связи с этим, а также в связи с ее большой приспособленностью к условиям существования в таких крайних условиях она, по нашему мнению, может быть отнесена к категории редких генотипов.

3. МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ КАРИОТИПА КЕДРОВЫХ СОСЕН

Результаты сравнительного изучения кариотипов кедровых сосен [70, 71] могут служить еще одним примером выявления возможных различий в структуре кариотипа на межпопуляционном уровне, что подтверждает не только генетическую специфичность популяций, но и делает возможным обнаружение среди них представителей редких генотипов. Кариотипические различия между популяциями в пределах одного вида древесных пород могут быть выражены в той или иной степени, что свидетельствует об их большем или меньшем генетическом родстве. Что касается внутривидовых структур (отдельных деревьев), то можно сказать, что не во всех случаях они характеризуются какими-то специфическими кариотипическими особенностями, несмотря на явные внешние отличия от других особей своей популяции. Это указывает на необходимость использования при инвентаризации не только морфологических, но и цитогенетических, а также других критериев оценки.

Сосна кедровая сибирская (кедр сибирский). Были проанализированы четыре популяции кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), произрастающие в разных географических и экологических условиях (Муратова, 1978). Внутривидовый полиморфизм изучался на отдельных деревьях так называемой саянской низкогорной популяции (юг Красноярского края).

Резких различий по кариотипу у исследованных популяций обнаружено не было, они несколько отличались друг от друга лишь по признаку суммарной длины хромосом диплоидного набора. Этот показатель оказался наибольшим у нижнеенисейской северной популяции, в кариотипе которой все хромосомы оказались более крупными. Кроме того, между популяциями был отмечен полиморфизм по частоте встречаемости хромосом со вторичными перетяжками, которые появлялись не у всех пар одновременно.

Хромосомных перестроек в кариотипах отдельных деревьев кедра сибирского, резко отличающихся по морфологическим и биохимическим показателям от большинства особей их популяции (саянской низкогорной), выявлено не было. В то же время при анализе проростков семян из этой популяции, которая находится в зоне оптимальных условий произрастания вида, были зафиксированы геномные мутации — анеуплоиды (см. гл. II).

Следует отметить, что с точки зрения выявления редких генотипов

нижнеенисейская северная популяция кедра сибирского с местонахождением на северном пределе произрастания вида (район Туруханска) представляет определенный интерес, несмотря на то что причины и механизм укрупнения хромосом у нее пока не известны.

Сосна кедровая корейская (кедр корейский). Были сопоставлены популяции кедра корейского (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) из Облученского лесхоза Хабаровского края и Чугуевского лесхоза Приморского края [70]. По морфологии и количественным показателям хромосом обе популяции оказались очень сходными, а различались они по локализации вторичных перетяжек на хромосомах и частоте встречаемости этих перетяжек.

В обеих популяциях кедра корейского наибольшая частота встречаемости вторичных перетяжек была отмечена у четырех пар метацентрических хромосом, входящих в состав первой группы (I – VII). Однако у трех из этих пар расположение перетяжек по показателю индекса локализации в той или иной степени совпадало и составляло соответственно 74,6; 52,0 и 65,4 %, а у четвертой пары не совпадало. Индекс локализации вторичной перетяжки у данной пары был равен 23,9 % (облученская популяция) и 57,7 % (чугуевская популяция).

Сосна кедровая стланиковая (кедровый стланник). Исследовались три популяции кедрового стланика [*Pinus pumila* (Pall.) Regel] из Магаданской и Камчатской областей (Муратова, 1979). Между популяциями были выявлены различия по частоте встречаемости вторичных перетяжек, их локализации в определенных хромосомах и по морфологии района перетяжки.

У оротуканской популяции (Оротуканский лесхоз Магаданской обл.) у XII пары хромосом, являющихся самыми короткими в кариотипе, обнаружен только один тип расположения вторичных перетяжек (на длинном плече хромосомы). В сравнении с этим в кариотипах той же пары хромосом камчатской и тауйской популяций (Камчатский и Тауйский лесхозы Камчатской обл.) наблюдались два типа вторичных перетяжек: на длинном и коротком плечах. При этом у камчатской популяции в разных хромосомных наборах встречались либо первый (на длинном плече), либо второй (на коротком плече) типы перетяжек, тогда как у тауйской популяции в большинстве случаев наблюдались оба типа перетяжек.

Эти данные свидетельствуют о более глубоких кариотипических и соответственно генетических различиях у географически отдаленных популяций.

4. КАРИОТИПЫ ПОПУЛЯЦИЙ ДРУГИХ ВИДОВ СОСНЫ

Ниже будут представлены характеристики кариотипов популяций сосен меловой, эльдарской, пицундской и Сабина, из которых три пер-

вые занесены в Красные книги. У сосен меловой, пицундской и Сабина кариотипические исследования были проведены впервые.

Сосна меловая. Изучение кариотипов сосны меловой (рис. 7) в сравнении с кариотипом сосны обыкновенной впервые было проведено в популяциях, произрастающих в Центральном Черноземье [65]. В данном случае сосна меловая рассматривается как самостоятельный вид (*Pinus cretacea* Kalen.) в отличие от точки зрения, изложенной в Красной книге СССР (1984), где она представлена как разновидность сосны обыкновенной [*Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* (Kalenicz.) Kom.].

Исследовались популяции меловой сосны из урочищ Ржевка, Бекарюковка, Чураево (Шебекинский лесхоз Белгородской обл.) и из урочища Мордва (Острогожский лесхоз Воронежской обл.), а у европейского подвида сосны обыкновенной (*P. sylvestris* subsp. *sylvestris*) — популяция из Левобережного лесничества Воронежского лесотехнического института.

Было установлено, что число хромосом у сосны меловой, как и у сосны обыкновенной, $2n = 24$. Между названными видами отсутствовали достоверные различия и по таким показателям, как суммарная длина хромосом гаплоидного набора, абсолютная и относительная длина отдельных хромосом и их плеч. Различались эти сосны по количеству и локализации вторичных перетяжек, что в одинаковой мере было характерно и для разных популяций сосны меловой, а также наличию или отсутствию спутничных хромосом.

Хромосомы со спутниками классического типа в виде округлого тельца на длинной нити были выявлены только у сосны меловой, а именно у ее популяций из урочищ Ржевка и Мордва. До момента данного исследования такие спутники ни у одной из разновидностей сосны обыкновенной не были обнаружены.

Считается, что структура кариотипа сосны меловой еще раз под-

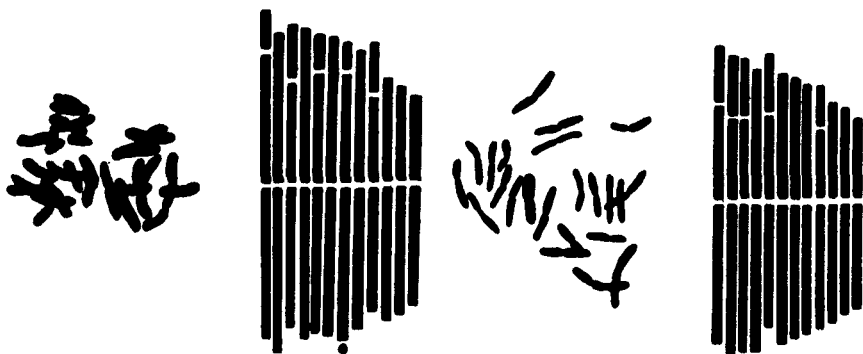


Рис. 7. Микрофотографии метафазных пластинок и кариогаммы сосны меловой из урочища Ржевка (слева) и сосны обыкновенной (по Макшину и др., 1974)

тверждает ее видовую специфичность. Последняя удовлетворяет основным требованиям, предъявляемым к критериям самостоятельного вида: морфологическому (приплюснутая крона, короткая хвоя, относительно мелкие шишки), географическому (юг европейской части СССР), экологическому (растет на меловом субстрате), историческому (реликт), популяционному и цитологическому (указано выше), имеет фенологическую изоляцию (цветет на несколько дней позднее сосны обыкновенной), имеет более качественную древесину. Все существующие остатки меловых боров на юге европейской части СССР являются уникальными памятниками и эталонами природы.

В настоящее время сосна меловая стала объектом государственной охраны: в местах ее произрастания в Белгородской, Воронежской и Донецкой областях созданы заказники. Кроме того, она культивируется в Донецком, Киевском и Львовском ботанических садах. В качестве необходимых мер охраны рекомендуется организация учета всех сохранившихся взрослых экземпляров сосны меловой и запрещение бесконтрольного сбора ее семян [19].

Сосна эльдарская. Эта сосна (*Pinus eldarica* Medw.) относится к представителям реликтовой дендрофлоры и как редкий вид занесена в Красные книги СССР, Грузинской и Азербайджанской ССР [102].

Часто сосну эльдарскую не выделяют как самостоятельный вид, считая ее разновидностью сосен алеппской или калабрийской. Однако кариотипическими исследованиями была подтверждена ее видовая самостоятельность [72].

В частности, диплоидное число хромосом сосны эльдарской равно 24. Кариотип представлен 11 парами метацентрических и парой субметацентрических хромосом. Вторичные перетяжки постоянно наблюдаются у четырех пар хромосом из группы I — X и реже у хромосом XI и XII пар. В сравнении с этим кариотипы сосен алеппской и калабрийской имеют не больше 1—2 пар хромосом со вторичными перетяжками (Saylor, 1964).

В интерфазных ядрах сосны эльдарской наблюдалось 3—12 ядрышек, число которых находилось в прямой связи с показателем количества вторичных перетяжек.

Сосна пицундская. Сосна пицундская (*Pinus pityusa* Stev.) занесена в Красные книги СССР и Грузинской ССР. Данный вид (исследовались семена сосны из Сочинского дендрария) имеет $2n = 24$. В пределах его кариотипа, исследованного С. И. Машкиным и др. [110], различаются две группы хромосом: I — X пары представлены изобрахильными (метацентрическими), а XI и XII пары — гетеробрахильными (субметацентрическими) хромосомами.

Вторичные перетяжки регулярно встречаются в I, IV и VI парах хромосом.

Сосна Сабина. Эта сосна (*Pinus sabiniana* Dougl.) — интродуцент из западной части Северной Америки, произрастающий в Сочинском ден-

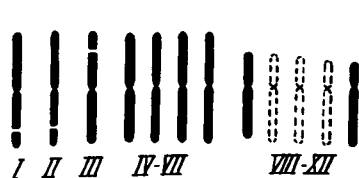


Рис. 8.

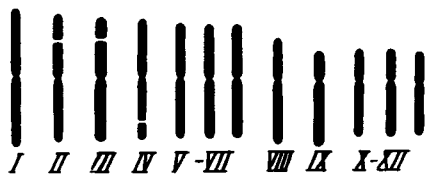


Рис. 9.

Рис. 8. Кариогамма хромосом алтайской популяции пихты сибирской (по Бударагину, 1973)

Рис. 9. Кариогамма хромосом джунгарской популяции пихты сибирской (по Бударагину, 1973)

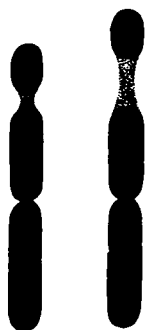


Рис. 10.

Рис. 10. Гетероморфизм четвертой пары хромосом джунгарской популяции пихты сибирской (по Бударагину, 1973)

дрии. Соматическое число хромосом у данного вида $2n = 24$. В кариотипе I – XI пары хромосом являются изобрахильными, а XII пара – гетеробрахильной [110]. Вторичные перетяжки приурочены к I паре хромосом, V пара имеет характерные двойные перетяжки, в VI и VII парах вторичные перетяжки встречаются у одного из гомологов. Митоз у данного вида протекает нормально.

5. МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ КАРИОТИПА ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

Были исследованы две популяции пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), приуроченные к горным районам Казахстана: алтайская популяция (Рудный Алтай) и джунгарская популяция (Джунгарский Ала-тау), между которыми были обнаружены определенные кариотипические различия [12].

В кариотипе алтайской популяции индивидуально дифференцировались I, II и III пары хромосом, которые к тому же имели вторичные перетяжки (рис. 8). Остальные хромосомы по параметрам относительной длины и центромерного индекса были идентифицированы на поликариограмме как гомеоморфные группы: с метацентрическими (IV – VII пары) и субметацентрическими (VIII – XII пары) хромосомами. В последней группе на идиограмме полностью закрашены только крайние по по-

казателю центромерного индекса хромосомы. Хромосомы с промежуточными значениями этого признака изображены пунктирной линией.

В кариотипе джунгарской популяции, кроме I, II и III пар гомологов, дополнительно идентифицированы еще IV, VIII и IX пары хромосом (рис. 9). Данная популяция, характеризующаяся более низкой изменчивостью морфологических параметров хромосом может рассматриваться, по аналогии с каркаралинской популяцией сосны обыкновенной (см. выше), как модельный кариотип пихты в Казахстане.

В пределах джунгарской популяции обнаружен еще один интересный феномен структурной гетерозиготности вторичной перетяжки IV пары хромосом, который встречался с частотой 32,5 %. Этот феномен заключался в том, что вторичная перетяжка одного из гомологов была примерно в 3 раза длиннее, чем вторичная перетяжка второго гомолога (рис. 10). При этом вторичные перетяжки данной пары хромосом имеют вид суживающихся к середине ахроматиновых (слабоокрашенных) участков. Объяснить этот феномен пока затруднительно.

6. РЕДКИЕ ПОПУЛЯЦИИ И ОТДЕЛЬНЫЕ ДЕРЕВЬЯ С ДОБАВОЧНЫМИ И КОЛЬЦЕВЫМИ ХРОМОСОМАМИ В КАРИОТИПЕ

Существует мнение, что добавочные и кольцевые хромосомы в естественных популяциях возникают в результате мутаций [30]. Предполагается, например, что добавочные хромосомы могут образовываться в процессе структурных перестроек хромосом основного набора.

Добавочные хромосомы. Добавочные или сверхкомплектные В-хромосомы отличаются от нормальных (А-хромосом) диплоидного набора структурно и функционально (Fernandes, 1948). Для этих хромосом характерны небольшие размеры, высокая количественная изменчивость в различных растениях и даже в разных тканях одного организма. В метафазе — анафазе первого мейотического деления В-хромосомы ориентируются неправильно и расходятся к полюсам образовавшихся клеток в разных количествах (Williams, 1964).

Ранее считалось, что добавочные хромосомы состоят из гетерохроматина, поэтому и доказательств их действия в силу меньшей генетической активности не предполагалось. Однако в последующих исследованиях получен ряд других характеристик В-хромосом (Williams, 1970).

Биологическая значимость В-хромосом до сих пор остается неясной. С одной стороны, им приписывается важная адаптивная роль, а с другой — констатируется, что присутствие этих хромосом, особенно в значительных количествах, оказывает отрицательное действие на жизнеспособность их носителей (Суонсон и др., 1969). Считается, что добавочные хромосомы являются древним, примитивным признаком кариотипа (Münzing, 1967). В то же время, учитывая возможность образования В-хромосом в результате структурных перестроек (в частности, транслокаций), примитивность этого признака можно оспаривать.

Добавочные хромосомы у ели. Добавочные хромосомы у лесных древесных пород на примере ели сибирской впервые были обнаружены М. В. Круклис [50 и др.]. Автор исследовала две популяции, произрастающие в Красноярском крае на расстоянии 500—550 км друг от друга.

Было установлено, что добавочные хромосомы в количестве $2n = 24 + 1B, 2B, 3B$ присутствовали в хромосомном наборе многих особей. От хромосом основного набора эти хромосомы отличались меньшей величиной: их длина составляла 30 % длины средней хромосомы кариотипа. Однако по величине они не различались между собой и не присутствовали в постоянном для каждой особи количестве. Центромера у добавочных хромосом занимала медианное (не срединное) положение. По мнению автора, относительная длина и морфология хромосом основного кариотипа остаются постоянными независимо от количества В-хромосом, имеющих в хромосомном наборе.

В пределах каждой из исследованных популяций наблюдалась вариабельность встречаемости и количества В-хромосом (табл. 2).

2. Распределение особей в популяции по особенностям кариотипа, % (по Круклис, 1971)

Популяция	Характеристика кариотипа			
	$2n = 24$	$2n = 24 + 1B$	$2n = 24 + 2B$	$2n = 24 + 3B$
1	74,5	20,8	3,8	0,9
2	70,3	25,9	2,0	1,8

В связи с незначительным различием между популяциями по числу особей с добавочными хромосомами автор представила усредненные показатели, в результате чего распределение особей с В-хромосомами стало следующим: $2n = 24 = 72\%$; $2n = 24 + 1B = 23\%$; $2n = 24 + 2B = 3\%$; $2n = 24 + 3B = 2\%$; соответственно четвертая часть особей ели сибирской, составляющих анализируемые популяции, имеет в кариотипе добавочные хромосомы.

У особей ели сибирской с разным количеством добавочных хромосом в кариотипе каких-либо фенотипических различий выявлено не было. Однако малое участие особей с двумя-тремя добавочными хромосомами предполагает их неблагоприятное влияние на жизнедеятельность организма и возможность элиминации этих особей в процессе естественного отбора.

М. В. Круклис считает, что сходный состав исследованных популяций по встречаемости особей с разным числом В-хромосом, по-видимому, обусловлен определенным равновесием, которое устанавливается между особями с добавочными хромосомами и без них. Это рав-

новесие может регулироваться и поддерживаться генетическими и экологическими факторами.

Примером аналогичных исследований можно назвать и работу О. П. Шершуковой [74], которая анализировала популяцию этого же вида в юго-западной части Алтая (Восточно-Казахстанская обл., Берельский лесхоз).

В кариотипе данной популяции (см. рис. 2б), как и в кариотипе пермской популяции (см. рис. 2г), индивидуально дифференцировались только XI и XII пары хромосом. Однако кариотип алтайской популяции отличался от пермской, а также от других популяций наличием, как и в исследованиях М. В. Круклис, добавочных хромосом.

В пределах алтайской популяции ели сибирской В-хромосомы встречались в наборе в числе 1–2. Общий процент их встречаемости в данной популяции ели сибирской был равен 17 (11% исследованных хромосомных наборов-особей с одной В-хромосомой и 6% — с двумя В-хромосомами).

Исследованные М. В. Круклис и О. П. Шершуковой популяции могут рассматриваться как уникальные.

Аналогичное описанному выше явление известно и у других видов ели: ситхинской [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.], произрастающей на западном побережье Тихого океана [146], и канадской, или белой [*Picea glauca* (Moench) Voss] [158].

В частности, у ели канадской сверхкомплектные В-хромосомы обнаружены в североамериканских популяциях. Они были представлены двумя типами: В₁-метацентрическими хромосомами в количестве двух в диплоидном наборе и В₂-субметацентрическими хромосомами в единичном экземпляре в пределах набора. Окраской по Гимза была констатирована гетерохроматиновая природа В-хромосом при отсутствии у них гетеролиكنоза в интерфазе. Наблюдалась интересная дифференциация популяций ели канадской по наличию того или другого типа В-хромосом. Популяции с В₂-хромосомами встречались исключительно в западных, а популяции с В₁-хромосомами — и в западных, и в восточных регионах.

Наличие В-хромосом у разных видов и популяций ели свидетельствует о закономерности данного явления. Следует отметить, что добавочные хромосомы как ели сибирской из Восточной Сибири и Алтая, так и елей ситхинской и канадской из Северной Америки очень близки по величине и форме (Правдин и др., 1978).

Добавочные хромосомы у сосны обыкновенной. Впервые у этого вида добавочные хромосомы были выявлены А. К. Буториной и др. [14]. Авторы исследовали производственные культуры лесосеменного участка в Варламовском лесничестве Челябинской обл., и в частности потомство одного дерева № 1–6, которое по фенотипу ничем не отличалось от окружающего его древостоя и было отнесено к группе сравнительно высоких деревьев. Высота дан-

ного дерева в возрасте 25 лет составляла 8,75 м (при разбросе высот на лесосеменном участке того же возраста от 5,5 до 9,1 м), а диаметр на уровне 1,3 м был равен 19 см. Ствол дерева прямой, крона сравнительно редкая.

Было установлено, что у одного проростка указанного дерева (всего исследовано 13 проростков) наряду с нормальными диплоидными клетками наблюдались клетки, в кариотипе которых присутствовала добавочная или кольцевая хромосома.

Добавочная хромосома, или микрохромосома, была представлена в диплоидном наборе в единственном числе ($2n = 24 + 1B$) и обнаруживала сходство с типичными В-хромосомами ели [50]. Ее длина составляет около $\frac{1}{3}$ длины средней хромосомы набора, а по форме она отнесена к типу метацентрических хромосом; В-хромосома сосны примерно на $\frac{3}{4}$ своей длины состоит из гетерохроматина.

Предполагается, что влияние В-хромосом на жизнеспособность сосны не является благоприятным, а по своему происхождению эта хромосома может быть мутацией к предковому типу, что привело, вероятно, к формированию у этого же самого проростка кольцевой хромосомы.

Кольцевые хромосомы. Кольцевые хромосомы — это замкнутые в форме кольца хромосомы, которые считаются своеобразным типом структурных мутаций (Дубинин, 1985) и образуются в результате слияния двух концов хромосомного сегмента. Наличие кольцевых хромосом у голосеменных растений — явление редкое. Считается, что их присутствие в кариотипах растений не стабильно, так как при кроссинговере в мейозе они теряются или обуславливают стерильность пыльцы. Соответственно экземпляры деревьев, в кариотипе которых присутствуют кольцевые хромосомы, не следует использовать в лесном семеноводстве.

Кольцевые хромосомы у ели сибирской. При кариотипическом изучении ели сибирской в северотаежных древостоях Коми АССР было установлено, что в отдельных случаях у ели наблюдается присутствие кольцевой хромосомы [104].

Клетки с кольцевой хромосомой не имеют в цитоплазме фрагментов, поэтому предполагается, что эти фрагменты элиминируют в процессе клеточных делений, лишившись центромеры. Кольцевые хромосомы с центромерой по интенсивности окраски не отличаются от других хромосом набора.

Кольцевые хромосомы у сосны обыкновенной. Как отмечалось выше, кольцевая хромосома была обнаружена в отдельных клетках проростка дерева № 1–6, для других клеток которого было характерно присутствие В-хромосом [14].

Высказано мнение, что кольцевая хромосома у сосны могла появиться в результате делений обоих теломерных концов мета- или субметацентрических хромосом и последующего слияния образующихся фрагментов.

Два других проростка дерева № 1—6 также характеризовались цитогенетическими отклонениями: один был тетраплоидом ($2n = 4x = 48$), а другой миксоплоидом (примерно с равным соотношением диплоидных и тетраплоидных клеток).

Причиной образования всех aberrантных форм дерева № 1—6, составляющих 23 % общего количества проанализированных проростков, является, по-видимому, присутствие у этого дерева мутантных генов, вызывающих нарушение нормального течения генеративных процессов. Это подтверждается относительно слабой его урожайностью и относительно низкой (около 50 %) лабораторной всхожестью семян [14].

Выше указывалось, что дерево № 1—6 по фенотипу не отличается от других деревьев лесосеменного участка, а подобные деревья могут попасть в число плюсовых или маточников. Однако в целях производства высококачественных семян такие деревья следует выбраковывать. В то же время они представляют значительный интерес для генетико-селекционных исследований.

Кольцевые хромосомы у сосны обыкновенной были обнаружены и другими исследователями.

* * *

В целях охраны генофонда и решения практических задач рационального использования и восстановления лесов большое значение приобретают исследования наследственной основы древесных растений, которые с помощью селекции сделают возможным создание новых, устойчивых и продуктивных древостоев будущего. Соответственно этому проводимые в нашей стране и за рубежом исследования внутривидовой изменчивости и микроэволюции лесных древесных пород должны сопровождаться изучением их кариотипов, среди которых могут быть выявлены и редкие.

Данные многочисленных исследований свидетельствуют о значительном кариотипическом полиморфизме видов из родов *Picea*, *Pinus*, *Abies* и ряда других на уровне популяций, произрастающих в различных географических районах основных ареалов или за пределами этих ареалов. Эти различия проявляются, как уже указывалось, в показателях общей длины хромосомного набора, величине и морфологии отдельных хромосом, расположению и количеству вторичных перетяжек, наличию добавочных или кольцевых хромосом и т. д.

Представления об адаптивной роли вторичных перетяжек хромосом подтверждаются исследованиями, проведенными на болотном экотипе сосны обыкновенной, у которого в качестве реакции на неблагоприятные условия наблюдалось увеличение количества этих структур. Однако при воздействии другой категории неблагоприятных факторов, например высотного фактора, в ряде случаев наблюдается обратная зависимость. Последнее может быть подтверждено тем, что в кариотипе сосны

”крючковой” (по идентификации Л. Ф. Правдина, 1964), с увеличением высоты над уровнем моря отмечается тенденция к уменьшению количества хромосом со вторичными перетяжками. Исследования в этом направлении должны быть продолжены.

Особо важное значение приобретает цитологическая оценка маточных деревьев и их семенного потомства при создании лесосеменных плантаций с целью получения высококачественных семян. С помощью этой оценки представится возможность делать выбраковку особей с дефектными кариотипами, например с наличием добавочных и кольцевых хромосом. Такое мероприятие будет способствовать сокращению затрат времени и площадей на испытание маточных форм по их потомству.

Присутствие в кариотипе В-хромосом, особенно их наибольшего числа, оказывает на примере ряда растений неблагоприятное влияние на жизнедеятельность организма: обуславливает низкую фертильность пыльцы, меньшее количество заложившихся семян, некоторые отклонения в интенсивности роста и др., что приводит, как указывалось, к элиминации растений с такими кариотипами или определенным аномалиям в их потомстве.

Существует мнение, что характер эффекта этих хромосом связан также с существованием не только гетерохроматиновых, как считалось раньше, но и эухроматиновых В-хромосом. Следовательно, предполагавшаяся в прошлом генетическая инертность добавочных хромосом или возможность их инактивации в интерфазе вызывает определенные сомнения [50, 158].

Однако в селекционно-генетических целях хромосомный полиморфизм, и в частности присутствие в кариотипе добавочных хромосом, имеет определенное значение. Так, В-хромосомы увеличивают содержание ДНК в клетке, влияют на частоту встречаемости хиазм, продолжительность митоза и т. д., т. е. способствуют увеличению генетической variability и соответственно возможностей отбора.

Таким образом, особи и популяции хвойных пород с наличием добавочных и кольцевых хромосом имеют научное значение, они должны рассматриваться как резкие или исчезающие и подлежать охране.

Еще одним примером важности проведения кариологических исследований при отборе и анализе редких генотипов лесных пород может быть следующий. Кариотипы ели в симпатрических популяциях характеризуются повышенной гетерогенностью, что демонстрируется двумя и более вершинными кривыми индекса спирализации хромосом и, в свою очередь, может свидетельствовать об их гибридном происхождении. Необходимость же охраны гибридных популяций сомнений не вызывает и об этом сказано в ”Положении о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР” [81]. Резкие межпопуляционные кариотипические различия свидетельствуют не только

о полиморфизме вида по этому признаку, но и о наличии уникальных сообществ и форм, которые подлежат охране.

В качестве оценки значимости некоторых представителей редких видов и соответственно популяций этих видов целесообразно привести пример, относящийся к меловой сосне.

В соответствии с мнением С. И. Машкина и др. [65], изучавших эту сосну, а также ее кариотип, имело бы смысл наряду с мероприятиями по охране выявить ее внутривидовое разнообразие и отобрать ценные формы и плюсовые деревья. Рациональное же использование меловой сосны может иметь большое народнохозяйственное значение. При облесении этой сосной меловых обнажений Центрального Черноземья можно за счет мелиорированного влияния посадок ежегодно получать прибавку урожая зерновых культур на 2—3 ц/га. При этом ежегодный дополнительный сбор зерна составит 30—45 млн ц.

РЕДКИЕ ГЕНОТИПЫ С ИЗМЕНЕННЫМИ
ЧИСЛАМИ ХРОСОМ

Каждому виду растений свойственно определенное число хромосом, что является одной из его важных таксономических и цитологических характеристик. В результате мейоза, приводящего к возникновению половых клеток-гамет, число хромосом уменьшается вдвое по сравнению с соматическими клетками (клетками тела). Количество хромосом, характерное для половых клеток, называется гаплоидным числом и обозначается как n , а соматическое число хромосом, или соматический набор хромосом, как $2n$.

В редких случаях некоторые растения имеют в своих соматических клетках гаплоидный (гаметический) набор хромосом и называются гаплоидами. Они встречаются среди близнецовых растений (Добрецова, Лутков и др., 1965) или же представляется возможным индуцировать гаплоиды воздействием высокой температуры (Лутков, 1966) и другими факторами [52].

Гаплоидные растения характеризуются, как правило, карликовыми размерами, замедленным развитием, более мелкими, чем у диплоидов, листьями, цветками и другими органами и не завязывают семян. Однако они представляют интересный исходный материал для селекции, так как в результате умножения у них хромосомного комплекса можно получить перспективные гомозиготные линии.

Чаще же наблюдается обратное явление, и под влиянием определенных условий в природе и эксперименте (низкие и высокие температуры, некоторые химические вещества, радиоактивный фон и пр.) нормальный процесс деления ядра может нарушаться, что приводит к увеличению числа хромосом. Возникают отдельные организмы, а при их размножении клоны, формы и виды, получившие название полиплоидов и содержащие в соматических клетках вместо двойногократно увеличенные наборы хромосом.

Полиплоидные растения в ряде случаев характеризуются повышенной жизнеспособностью, приспособляемостью к неблагоприятным условиям среды, интенсивным ростом, более крупными размерами клеток, отдельных органов и т. д., что выгодно отличает их от обычных диплоидов. Использование полиплоидии в качестве метода селекции в различных странах мира привело к созданию многих хозяйственно ценных сортов и форм сельскохозяйственных, плодовых и других растений.

В некоторых публикациях (Стеббинс, 1956, и др.) основное число хромосом обозначают буквой x , а соматические числа несбалансированных типов полиплоидов (триплоидов, пентаплоидов и др.) — $3x$, $5x$, $7x$ и т. д. В последующем мы также будем придерживаться этой системы обозначения степени пloidности, но не только в отношении несбалан-

сированных, но и сбалансированных (4х, 6х, 8х и т. д.) типов полиплоидов.

Кроме кратного увеличения числа хромосом, под влиянием вышеуказанных и других факторов возникают отдельные организмы, получившие название анеуплоидов. Они имеют некратно измененное по отношению к гаплоидному набору число хромосом вследствие добавления или недочета отдельных хромосом.

Изменения числа хромосом, или геномные мутации, относятся к категории генетических межанизмов, обуславливающих определенные эволюционные преобразования и имеющих значение в практической селекции. В равной степени это распространяется и на лесные деревья и кустарники. Кроме того, спонтанно возникшие организмы и формы лесных пород с измененными числами хромосом как представители редких, а часто и находящихся на грани исчезновения генотипов подлежат охране.

Следует сказать, что явление полиплоидии у лесных деревьев занимает определенное место в их эволюции, возникновении внутривидовых структур (микроэволюции), селекции и интродукции. При этом наибольшее научное и практическое значение имеют полиплоидные виды и формы лиственных древесных и кустарниковых пород, которые в максимальном выражении этого феномена образуют полиплоидные ряды видов внутри родов и внутривидовые циторасы.

1. ЗНАЧЕНИЕ ПОЛИПЛОИДИИ В ЭВОЛЮЦИИ

Полиплоидия со свойственными ей закономерностями присуща всем систематическим группам растений, однако в значительно меньшей степени она характерна для живущих в настоящее время голосеменных. Исключение составляет семейство гнетовых (*Gnetaceae*), где полиплоидия представляет обычное явление [153]. Среди древесных покрытосеменных по сравнению с однолетними и многолетними травянистыми растениями процент встречаемости полиплоидов относительно незначителен, тем не менее в эволюции древесных покрытосеменных полиплоидии принадлежит несомненно большая роль.

ПОЛИПЛОИДИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ГОЛОСЕМЕННЫХ. По обобщенным данным Тишлера (*Tischler*, 1950, 1953) и Прайса с соавторами [153], полиплоидами среди описанных видов голосеменных, произрастающих в различных климатических зонах земного шара, можно назвать следующие: лжелиственница китайская — *Pseudolarix amabilis* Gord.; фитцройя патагонская — *Fitzroya cupressoides* (Molina) Johns. (= *F. patagonica* Hook. F.); *Glyptostrobus lineatus* (Poir.) Druce; можжевельник китайский разновидность Пфитцера — *Juniperus chinensis* var. *pfitzeriana* Spaeth; *J. squamata* var. *meyeri* Rend. и *J. scopulorum* Sarg.; секвойя вечнозеленая — *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl.

(реликтовый полиплоид, переживший своих вымерших предков); некоторые виды рода *Podocarpus* (L.) Herit. и семейств *Ephedraceae* и *Welwitschiaceae*.

Из этих данных следует, что полиплоидия в эволюции голосеменных — редкое явление, однако существование жизнеспособных и достигших взрослого состояния хвойных деревьев с повышенной пloidностью вполне реально (Бреславец, 1963; Бородина, 1982).

Кроме общеизвестных полиплоидных видов — секвойи вечнозеленой, лжетисовницы китайской и ряда других — в природе существуют аутополиплоиды хвойных, достигшие взрослого состояния, например аутетраплоид лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill.), найденный Христиансенем (Christiansen, 1950) в Дании.

Исследования, проведенные на модели лиственницы Гмелина (= даурской) из центральной части Якутии (Манжос, Поздняков, 1960), показали возможность массового завязывания триплоидных семян как одиночно произрастающими деревьями, так и деревьями в сомкнутых древостоях и образования в их семенном потомстве нормально жизнеспособных растений. Однако, по нашему мнению, эти данные требуют дальнейшего изучения в силу того, что они отличаются от общих закономерностей жизнедеятельности триплоидов хвойных.

В одинаковой степени возникают сомнения в отношении принадлежности *Picea abies* subsp. *acuminata* (G. Beck) Parfenov (= *P. abies* var. *acuminata*) к категории тетраплоидов с $2n = 40-48$. Данная разновидность превосходит по росту и продуктивности *Picea abies* subsp. *europaea* (Tepf.) Hyl. (= *P. abies* var. *europaea*) в силу своей полиплоидности (Юркевич, Парфенов, 1967).

ПОЛИПЛОИДИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ДРЕВЕСНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ. В пределах разных родов древесных покрытосеменных полиплоиды распространены очень неравномерно: у одних родов или видов полиплоидия редкое явление, у других она составляет главный фактор их наследственной изменчивости. Так, в семействе *Salicaceae* полиплоиды преобладают у рода *Salix* L., но реже встречаются у рода *Populus* L. В семействе *Betulaceae* полиплоидия более распространена среди видов рода *Betula* L. и менее характерна для рода *Alnus* Mill. (Seitz, 1951). Роды *Salix* и *Betula* образуют характерные полиплоидные ряды видов, состоящие из диплоидных ($2x$), триплоидных ($3x$), тетраплоидных ($4x$), гексаплоидных ($6x$), октоплоидных ($8x$) и других полиплоидных видов.

Среди других родов древесных покрытосеменных обнаружено наличие одного или нескольких полиплоидных видов, к числу которых относятся упоминаемый выше род *Alnus*, роды *Ulmus* L., *Tilia*, *Acer* L., *Sorbus* L. и некоторые другие. Ряд видов лиственных древесных пород образуют внутри себя полиплоидные ряды разновидностей, форм, или рас (согласно номенклатуре разных авторов). В качестве примера можно назвать виды граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.), в пределах

которого имеются диплоидные, тетраплоидные и октоплоидные формы, а также береза бумажная (*Betula papyrifera* Marsh.) с тетраплоидными и гексаплоидными вариациями. И, наконец, отдельные роды, например *Corylus* L. (Seitz, 1951) и некоторые другие, не имеют не только полиплоидных видов и форм, но и отдельных полиплоидных экземпляров.

В то же время для древесных растений в отличие от травянистых характерны более высокие значения основных чисел хромосом. Например, из 503 видов исследованных древесных пород (Seitz, 1951) у 427 основное число хромосом равно 12 и более, и только у 76 оно ниже 12. У травянистых растений из проанализированных 2413 видов одна половина имеет основное число хромосом меньше 12, другая, равное 12 и более. Кроме того, для видов древесных пород умеренной зоны не отмечалось основного числа хромосом, равного 7, тогда как у травянистых растений оно очень распространено. На основании этого предполагается, что часть существующих сейчас родов древесных растений с наиболее крупными значениями чисел хромосом имеет древнее полиплоидное происхождение. К их числу относятся: *Platanus* L. ($x = 21$), *Aesculus* L. ($x = 20$), *Tilia* ($x = 41$), возможно, и семейство *Salicaceae* ($x = 19$ и 22).

В результате изучения ископаемых растений возникла гипотеза (Стеббинс, 1956), что с самого начала третичного периода роды и семейства древесных покрытосеменных существовали приблизительно в современной форме, а сопровождавшая их происхождение полиплоидия, видимо, относится к меловому или даже более раннему периоду. Возникшие полиплоиды древесных покрытосеменных заселяли те площади, которые освобождались при вымирании голосеменных растений.

Степанные полиплоиды лиственных деревьев и кустарников, как и полиплоиды однолетних растений, в ряде случаев характеризуются большей экологической приспособленностью.

В частности, облепиха крушиновая (*Hippophae rhamnoides* L.) существует в природе в двух формах: мелколистная (диплоид) и крупнолистная, гигантская раса (тетраплоид), которая спонтанно возникла на о-ве Хиддензе в Балтийском море; мелколистная форма преобладает в местообитаниях, благоприятных в эдафическом отношении, тогда как крупнолистная заселяет менее плодородные почвы и крайние по климатическим условиям территории (Darmer, 1951).

Береза повислая (= бородавчатая), диплоид, образует чистые и смешанные насаждения в лесостепи на плакорных местах, в то время как береза пушистая (тетраплоид) обитает в сырых лесах и на опушках, по болотам, берегам озер, а также в высокогорной полосе на Кавказе (Жомаков, 1945). Береза пушистая заходит на север дальше, чем повислая, а опущение ее молодых листьев и побегов является приспособлением против заморозков.

Тетраплоидный вид липа амурская встречается в долинах рек Сихотэ-Алиня и Малого Хингана, а также на горных склонах Дальнего Востока, где входит в состав хвойно-широколиственных лесов, и, ве-

роятно, возник под влиянием сурового и континентального климата. Образование полиплоидов, в том числе и полиплоидов древесных пород, распространено, по-видимому, довольно широко по долинам рек в горных странах с антициклоническим климатом, куда стекаются массы холодного воздуха (Грушвицкий, 1947).

Для сохранения возникающих в природе хромосомо-абберантных типов растений, в том числе и полиплоидов, большое значение имеет способность этих растений к вегетативному размножению. Особенно это важно для полиплоидов несбалансированных типов, в частности триплоидов, которым свойственны нарушения полового процесса и образование нежизнеспособных семян. На основании этого некоторые цитологи-систематики, в частности Уайтейкер (Whitaker, 1934), на примере изучения триплоидов *Robinia boyntonii* Ashe и *R. hispida* L. считают, что полиплоидия даже в том случае, если она приводит к образованию стерильных форм при наличии у последних возможностей к вегетативному размножению, имеет видообразовательное значение.

До последнего времени ни у кого не вызывало сомнений эволюционное значение спонтанных аллополиплоидов, возникающих как следствие сочетания отдаленной (видовой, реже межродовой) гибридизации с полиплоидией и представленных преимущественно амфидиплоидами ($4x$). Считалось, что сочетание в аллополиплоидах, особенно в амфидиплоидах, отдаленной гибридизации с полиплоидией обеспечивало восстановление попарной гомологичности хромосом, что необходимо для нормального течения мейоза и последующей семенной репродукции. В противном случае при отсутствии полиплоидизации родительские гаплоидные комплексы хромосом в силу их негомологичности не могут конъюгировать между собой в мейозе гибридных организмов (остаются унивалентными) и в результате неправильно распределяются по полосам образующихся половых клеток (это приводит к образованию нежизнеспособных гамет с сильно варьирующим числом хромосом).

Естественные аллополиплоиды возникают или в результате сочетания нередуцированных (с соматическим числом хромосом) гамет при межвидовых (межродовых) скрещиваниях, или вследствие спонтанного удвоения (умножения) числа хромосом у отдаленных гибридов. Так, спонтанным амфидиплоидом можно назвать 56-хромосомное растение березы (рис. 11), которое появилось в потомстве от свободного опыления шведского аутотриплоида березы повислой из Эдсбина. Поскольку оно имело сильно опушенные побеги, подобные таковым у березы пушистой, а также близкие по величине с названным видом устьица, предполагалось (Бреславец, 1963), что оно возникло в результате оплодотворения 28-хромосомной яйцеклетки аутотриплоида березы повислой пыльцой аутотетраплоидного вида березы пушистой ($2n = 4x = 56$).

Аллополиплоидия играет важную роль в спонтанном и экспериментальном видообразовании рода *Salix*. В частности, этот род имеет поли-



Рис. 11. Березы амфидиплоидная (слева) и диплоидная (по Бреславец, 1963)

плоидный ряд, включающий диплоидные, триплоидные, тетраплоидные, пентаплоидные, гексаплоидные и более высокоплоидные виды, большинство которых представляет собой отдаленные гибриды. При этом триплоидные виды характеризуются крупными листьями и гигантским ростом, они в значительной мере стерильны по пыльце, но хорошо размножаются вегетативным способом.

В результате исследования ив, произрастающих в Аргентине в дельте р. Параны, установлено (Hunziker, 1962), что примерно $\frac{1}{3}$ площади от 100000 га занята триплоидным гибридом ($2n = 57$). Предполагается, что этот гибрид произошел от естественной гибридизации диплоидной формы *Salix humboldtiana* Wild. с тетраплоидными ивой вавилонской (*S. babylonica* L.) и ивой белой, или ветлой (*S. alba* L.).

К амфидиплоидным видам рода *Salix* относятся также ива серая, или пепельная (*S. cinerea* L.) (Blackburn a. Harrison, 1924), *S. laurina* (Smith) Willd. (= *viminialis* L. x *caprea* L.) (Heribert—Nilsson, 1935;

Håkanson, 1938) *S. bicolor* Ehrh. ex Willd. (= *caprea* x *phylicifolia* L.) (Blackburn, Harrison, 1924) и др. Аллоплоидные ивы в ряде случаев синтезируются не только из двух, но и из нескольких видов.

Известен триплоидный гибрид (*S. viminalis* x *S. caprea*) x *S. cinerea*, в геноме которого объединены три вида. *Salix* [(*purpurea* L. x *daphnoides* Vill.) x (*repens* L. x *aurita* L.) x (*phylicifolia* x *nigricans* Smith) x (*viminalis* x *caprea*)] содержит хромосомы восьми видов. Этот сложный гибрид имеет $2n = 76$, следовательно, может рассматриваться как тетраплоидный аллоплоид. Мейоз у одного из исследованных мужских экземпляров данного полиплоида был правильным и выход нежизнеспособной пыльцы незначительным. Второе исследованное растение оказалось интерсексуальным, но плодовитость его пыльцы не уменьшилась.

Описаны также амфидиплоиды у других древесных растений, к числу которых относятся *Alnus spaethii* [(= *subcordata* C. A. Mey x *japonica* (Thunb.) Steud.)] (Woodworth, 1931), *Sorbus fennica* (Kalm) Fries [(= *aucuparia* L. x *intermedia* (Ehrh.) Pers.)] (Liljefors, 1934) и конский каштан мясокрасный — *Aesculus carnea* Willd. (Skovsted, 1929). В отношении последнего известно, что это декоративное растение с $2n = 80$ возникло путем естественной гибридизации при совместном культивировании конского каштана обыкновенного (*Aesculus hippocastanum* L.) ($2n = 40$) из Европы с конским каштаном Павия (*A. pavia* L.) ($2n = 40$) из Америки в одном европейском арборетуме. Целесообразно отметить, что в отличие от аутополиплоидов, т. е. полиплоидов в пределах одного вида, аллополиплоиды не являются внутривидовыми категориями и, по нашему мнению, должны рассматриваться в эволюционном, а не в микроэволюционном аспекте.

В сравнении с приведенными выше данными некоторые ученые выражают определенные сомнения в отношении эволюционной значимости аллополиплоидов. Высказывается мнение, что аллополиплоиды не являются такими устойчивыми, как считалось ранее, поскольку у них наблюдается частичное менделевское расщепление и снижение фертильности (Скворцов, 1982). Кроме того, конъюгация хромосом может регулироваться специальными генами, которые способствуют или препятствуют этому процессу. Следовательно, наличие гомологичных партнеров в мейозе, в том числе и у аллополиплоидов, становится необязательным.

Тем не менее преобладающая точка зрения свидетельствует об определенной роли полиплоидии в эволюции лесных древесных растений, и особенно древесных покрытосеменных. Однако вопрос о степени участия полиплоидии в историческом развитии отдельных таксономических групп растений далеко не решен и до последнего времени служит объектом дискуссии.

2. РОЛЬ ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ В МИКРОЭВОЛЮЦИИ

У различных видов древесных растений изменения чисел хромосом обуславливают спонтанные микроэволюционные преобразования. Эти изменения приводят к возникновению гаплоидных, аутополиплоидных и анеуплоидных организмов, а при их размножении — клонов или форм, которые наряду с их значением в лесной селекции в лесном семеноведении, обеспечивающим поднятие продуктивности лесов, относятся к категории редких или находящихся под угрозой исчезновения генотипов.

ГАПЛОИДЫ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД. Гаплоиды у древесных растений встречаются довольно редко. Они выявлены у осины, ели, туй и др. В частности, гаплоидная осина, найденная в Швеции, в шестилетнем возрасте представляла собой кустообразное растение высотой 55 см и имела площадь листовой пластинки 3,6 см² (Traley, 1957).

Гаплоиды ели обыкновенной были найдены в количестве 10 особей в результате изучения нескольких тысяч нормальных семян (Illies, 1964).

Происхождение гаплоидов *Thuja gigantea* неясно [150, 152], время от времени в их клетках происходит диплоидизация. Описан также спонтанно возникший гаплоидный клон можжевельника виргинского [95]. Его воспроизводили на протяжении многих лет, однако гаплоидные экземпляры этого клона превращались в быстрорастущую диплоидную форму, которая внешне не отличалась от других деревьев. Кроме того, гаплоиды выделены у тополей волосистоплоидного и серебристого, а также у ели европейской.

Спонтанные гаплоиды были обнаружены и у сосны обыкновенной [42]. Они наблюдались среди семян первого года жизни в теплицах с полиэтиленовым покрытием в Челябинской и Кировской областях в количестве 0,0014—0,0028 %. Почти все предполагаемые гаплоиды были выявлены в близнецовых парах, что позволяет высказать предположение об их происхождении в результате гаплоидного партеногенеза при архегонийной полиэмбрионии и только в том случае, когда дополнительный зародыш развивается из второго архегония апомиктично.

Сеянцы месячного возраста, которые классифицировались как гаплоиды, в отличие от одновозрастных диплоидных семян имели замедленный рост, более короткую хвою светло-зеленого цвета, слабый ствол, но крепкие корни. Эти особенности сохранялись и у большинства отобранных растений в возрасте трех лет (табл. 3).

Из трех отобранных для цитологического исследования растений два оказались гаплоидами, так как их клетки имели число хромосом $2n = 1x = 12$. Третье растение было миксоплоидом гаплоидно-диплоидного типа, у которого гаплоидные и диплоидные клетки встречались примерно в равном соотношении. Кариологический анализ партнеров

3. Характеристика гаплоидных семян сосны обыкновенной
(по Исакову и др., 1981)

Вариант	Высота растений, см			Длина хвои, мм	
	средняя	максимальная	минимальная	максимальная	минимальная
Предполагаемые гаплоиды	14	29	3	80	12
Контроль	33	42	24	108	50

гаплоидов по близнецовым парам показал, что они являлись нормальными диплоидами ($2n = 2x = 24$).

Ю. Н. Исаков и др. [42] считают, что применение гаплоидов в качестве исходного материала для получения гомозиготных диплоидов и последующее их использование при различных комбинациях скрещиваний может обеспечивать гетерозисный эффект в селекции сосны. В качестве аргумента приводится тот факт, что гаплоидный зародыш развивается из дополнительного архегония только в том случае, если женская гамета полностью лишена летальных или полублетальных генов. Это гарантирует нормальную жизнедеятельность растений.

Для интенсификации работ по обнаружению спонтанных гаплоидов считается перспективным выявление материнских деревьев, дающих повышенный выход полиэмбрионов в потомстве. При этом отбор гаплоидных семян рекомендуется вести до 30-дневного возраста, а для их выращивания необходима разработка специальных агротехнических приемов.

Деревья, продуцирующие многозародышевые семена, должны представлять и самостоятельный интерес, как представители редких генотипов, особенно в той связи, что полиэмбриония некоторых хвойных пород рассматривается как одна из реакций на экстремальные условия, например на условия арктических зон и высокогорий (Шмук, 1973; Земляной, 1973, и др.). Полиэмбриония отмечена и в случае интродукции древесных растений, в частности у пробкового дуба в условиях Кавказа (Правдин, 1949).

ПОЛИПЛОИДЫ (АУТОПОЛИПЛОИДЫ) И АНЕУПЛОИДЫ ЛИСТВЕННЫХ ПОРОД. Характеризуя значение спонтанной аутополиплоидии в микроэволюции видов лесных деревьев, в первую очередь следует дать представление о триплоидных (аутотриплоидных) формах лиственных пород, среди которых в этом отношении наиболее подробно изучена осина. Триплоиды как среди древесных, так и травянистых растений почти неизменно обладают высокой степенью стерильности гамет, морфологически мало отличаются от исходных диплоидов, но обладают признаками гигантизма.



Рис. 12. Листья гигантской — триплоидной (слева) и обычной — диплоидной осины из Лилло в Швеции (по Nilsson-Ehle, 1936)

Осина и тополь. Гигантская (триплоидная) форма осины (*Populus tremula gigas*) впервые была обнаружена в 1935 г. в Швеции (п-ов Лилло) Нильссоном-Эле (Nilsson-Ehle, 1936) и представлена клоном из нескольких сотен вегетативно размноженных деревьев. При цитологическом исследовании исполинской формы осины (Müntzing, 1936) была установлена ее триплоидная природа — с $2p = 3x = \pm 57$ при соматическом числе хромосом у обычной осины, равном 38. Мейоз у триплоида отличался неправильностью и присутствием тривалентов в первой метафазе мейоза. В связи с этим большая часть пыльцевых зерен была дефектна.

Новая форма осины (рис. 12) по сравнению с обычной осиной, произрастающей в непосредственной близости, выделялась очень крупными и более темными листьями, увеличенными черешками листьев, ветвями, почками, пыльниками, годичными кольцами. Насаждение гигантской осины отличалось высокой продуктивностью. На высоте 1,5 м от земли окружность ее ствола составляла 0,94 м, а высота деловой части ствола — 13 м. Для этой осины были характерны также более

крупные клетки (запирающие клетки устьиц, пыльцевые зерна и др.) и устойчивость к возбудителю сердцевинной гнили (*Fomes ignarius* Fr.).

Еще одним примером могут служить исследования Меландера (Melander, 1938), который тоже в Швеции (Норботтен) нашел гигантскую форму осины. Клон этой осины, произрастающей на площади 300 м², включал 60 взрослых деревьев, молодые деревья и корневую поросль. У гигантской осины средняя длина листовой пластинки была равна 88, а ширина 89 мм, в то время как у обычной осины соответственно 60 и 61 мм. Среднее расстояние между годовичными кольцами у триплоидной осины составляло 2 мм, а у диплоидной 1,4 мм. Самые крупные деревья гигантской формы достигали 20 м высоты и 50—60 см в диаметре. Тем же автором были описаны в Швеции еще две формы гигантской осины (провинции Скония и Медельпад). Это были мужские растения. Предполагается, что причиной возникновения полиплоидных деревьев в Сконии могла быть высокая температура, образующаяся вследствие лесных пожаров, правда, другие авторы (Бреславец, 1963) считают, что в данном случае полиплоидия стимулирована действием естественных радиоактивных веществ.

В дальнейшем в Швеции широко развернулись поиски и изучение исполинских форм осины. В тот период они были обнаружены в девяти разных местах Швеции. Во всех случаях насаждения и отдельные экземпляры исполинской осины были представлены быстрорастущими и прямоствольными деревьями с более сильно развитыми вегетативными органами, здоровыми и не требовательными к условиям произрастания.

В 1944 г. Государственный лесной институт Швеции провел сравнительное изучение двух осинников, произрастающих в относительно одинаковых условиях (Larsen, 1956). Оба насаждения были в возрасте 56—57 лет. Установлено, что триплоидная осина в среднем превышала диплоидную по росту в высоту на 11 %, по диаметру на 10 % и по объему древесины на 36 %; кроме того, триплоидные осины по сравнению даже с гибридными осинами отличались значительно большей силой роста (табл. 4.).

4. Продуктивность триплоидной и диплоидной осин (по Poplars, 1958)

Участок	Возраст в годах	Высота, м	Диаметр, см	Запас, м ³ /га	Объем пред- шест- вующих рубок, м ³ /га	Общая продук- тивность, м ³ /га
Триплоидный	56	23,6	27,7	250,9	153,3	406,2
Диплоидный	57	21,2	25,2	142,2	156,2	298,4

Исследования интенсивности развития триплоидной и диплоидной форм осин в первые годы их жизни проводились Джонсоном (Johnsson, 1953) на массовом материале в течение девяти лет. Триплоидное потомство образовалось в результате опыления обычных растений пыльцой экспериментально полученного тетраплоидного экземпляра осины. Триплоидные и диплоидные (контроль) семьи имели общее происхождение по материнской линии. Автор констатирует, что триплоидные семьи характеризовались более быстрым средним приростом древесины по сравнению с диплоидами: объем ствола был выше на 10,1 %, а производительность на 13,5 %.

Характеризуя шведские гигантские осины, следует также отметить, что у них прямой ствол и плотная древесина — это предохраняет ветви от поломки снегом во время относительно частых снегопадов, а большое количество листьев позволяет лучше использовать короткое лето Швеции.

Существование в природе исполинских форм осины не ограничивается территорией Швеции. Эти формы выявлены и в Финляндии (Sarvas, 1958; Oskala, 1958), где их размножают и исследуют на лесной опытной станции в Рутсинкюля, и в Болгарии (Ганчев, 1959).

На территории нашей страны к настоящему времени тоже обнаружено и изучено несколько корнеотпрысковых клонов исполинской триплоидной осины, произрастающих в различных регионах.

Первые отечественные триплоидные формы осин — шарьинские мужские клоны — были обнаружены в Шарьинском лесхозе Костромской обл. (Яблоков, 1949). Они отличались исключительной мощностью роста, особенно двулетние корневые отпрыски, высота и толщина которых были вдвое большими, чем у одновозрастных отпрысков обычной осины. Эти клоны имели также более крупные листья (средний их размер 22 × 18 см), почки, пыльники и сережки, ширина годичных слоев достигала 1 см, отличались большей устойчивостью к возбудителю сердцевинной гнили (не загнивали в течение 50 лет и более). По сравнению со шведской осиной исполинская форма осины из Шарьинского лесхоза росла значительно быстрее и отличалась рядом других показателей — это, по-видимому, определяется различиями в генотипе, а также более благоприятными условиями произрастания.

Анатомическое изучение шарьинской исполинской формы осины показало наличие у нее более крупных клеток (запирающих клеток устьиц, клеток сердцевинных лучей и др.), а также преобладание в древесине механической ткани по сравнению с сосудисто-проводящей. Последнее можно рассматривать как возможную причину устойчивости исполинской осины к сердцевинной гнили.

Шарьинская исполинская осина в возрасте 14 лет имела большие преимущества перед обычной осиной, произрастающей в примерно одинаковых условиях (Козьмин, 1954): средняя высота исполинской осины была на 24 % больше аналогичного показателя одновозрастной

обычной осины, средний диаметр в 1–1,5 раза, а запас в 2 с лишним раза больше при почти равном количестве деревьев на 1 га в обоих насаждениях. Исполинская осина повреждалась энтомовердителями в 25 раз меньше, чем обычная осина.

Различия в величине клеток (клеток нижнего эпидермиса листьев и запирающих клеток устьиц) сохраняются у шарьинской исполинской осины по сравнению с обычной и в возрасте около 50 лет. Подтверждением этому могут служить результаты исследований (рис. 13, 14), проведенных с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

Изучение морфологии пыльцы этой формы осины показало, что у нее, как и у других триплоидных осин, наблюдается разноразмерность пыльцевых зерен (рис. 15), что обусловлено различиями числа хромосом.

В Обоянском лесхозе Курской обл. была обнаружена еще одна триплоидная форма осины, названная обоянской исполинской осиной (Иванников, 1952, 1956). Она представляла собой женский клон, что делало ее еще более интересным объектом для селекции и производственного использования.

Обладая всеми хозяйственно ценными качествами триплоидов лиственных древесных пород и даже более крупными, чем у шарьинской формы, клетками (длина устьиц 0,032 вместо 0,027 мм), обоянская осина отличалась, кроме того, высокой семенной продуктивностью при свободном опылении. Это ценное качество может характеризовать ее как самостоятельную форму. Она прошла испытание в различных почвенно-климатических условиях с целью непосредственного внедрения в производство, была использована также в качестве исходного материала в селекции осины на быстроту роста, устойчивость против гнили и качество древесины в условиях лесостепи (Иванников, 1959).

В 1958 г. в Угорском лесничестве Мантуровского лесхоза Костромской обл. было выделено несколько резко различающихся между собой форм осины. Наиболее продуктивной оказалась темнокорая форма (окраска ствола в нижней части интенсивно серого, почти черного цвета), которая в VI классе возраста имела высоту более 30 м и диаметр свыше 70 см. Устьицы нижнего эпидермиса листьев отдельных деревьев высокопродуктивной формы превышали длину их у шарьинской исполинской осины (0,031 мм против 0,027 мм). Можно предположить, что в Мантуровском лесхозе, находящемся в относительной близости с Шарьинским лесхозом, тоже есть клоны исполинской осины.

В 1961 г. исполинская осина была обнаружена в Лисинском лесхозе Ленинградской обл. (Никитин, 1961). Запас 50-летнего насаждения этой осины был на 170 м³/га больше запаса одновозрастного насаждения обычной осины. Была также описана триплоидная осина из Белорусской ССР (Орленко, 1961).

В результате кариологических исследований установлена (Орлен-

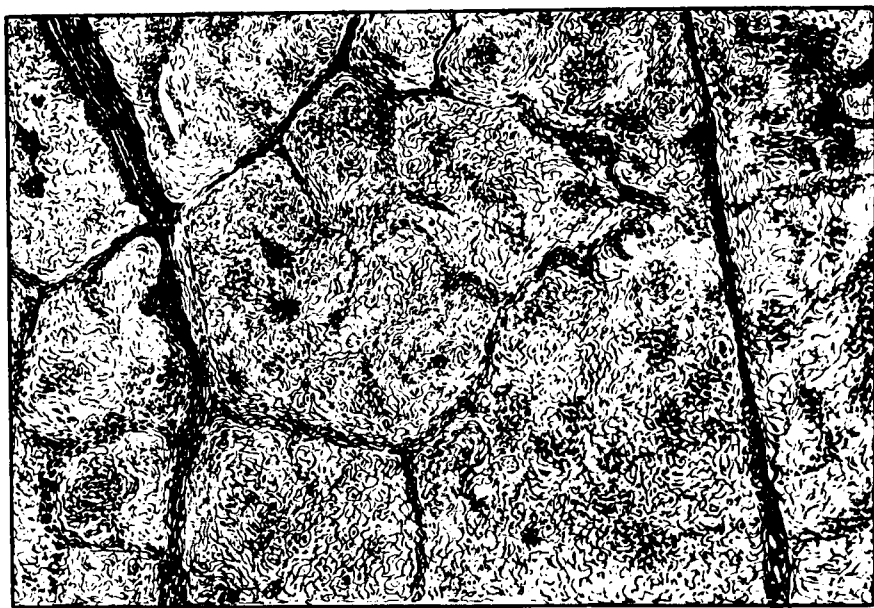
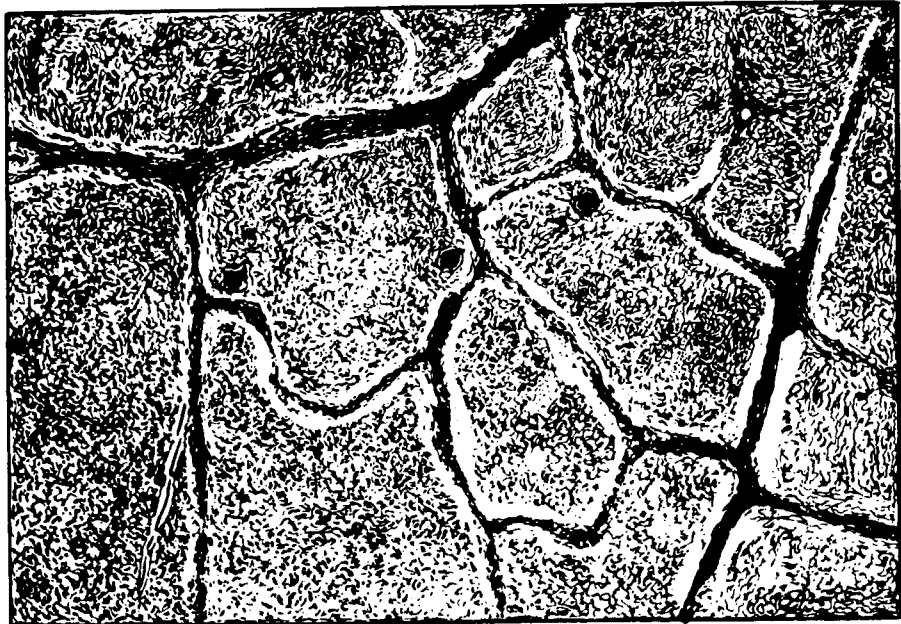


Рис. 13. Клетки нижнего эпидермиса листьев шарынской исполинской (вверху) и обычной осин



Рис. 14. Запирающие клетки устьиц шарьинской исполинской (слева) и обычной осин

ко, 1961; Николаева, 1965) триплоидная природа некоторых форм отечественных исполинских осин.

Были выявлены и другие формы исполинских осин, к числу которых относятся новосибирский мужской клон и группа исполинских осин из Эстонской ССР.

Первая из них в виде мужского клона корнеотпрыскового происхождения была обнаружена в Артымском лесничестве Новосибирской обл. (Бакулин, 1966). Общая площадь, занятая этим клоном, составляла примерно 3 га. Сопоставление данного клона с клоном обычной осины, произрастающей в относительно одинаковых условиях и имеющей тот же возраст (91 год), показало не только их различия по морфолого-анатомическим признакам, но и по показателям продуктивности, быстроты роста и устойчивости к сердцевинной гнили.

В частности, листья обычной осины имели удлиненную форму и

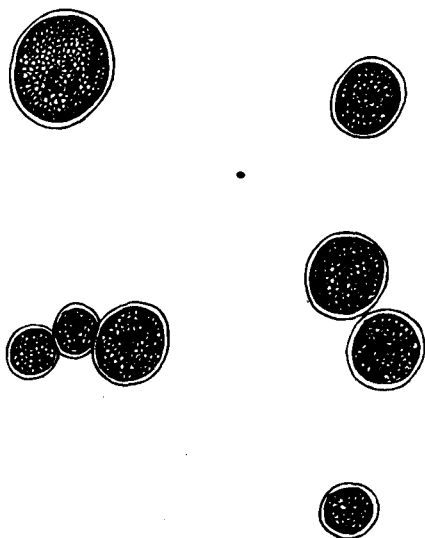


Рис. 15. Пыльцевые зерна шарьинской исполинской осины

были мелкозубчатыми, тогда как для листьев исполинской осины характерны более крупные зубчики и меньшее, их число в пределах листа. Молодые листья исполинской осины сильно опушены с нижней стороны, а зрелые листья широкие, кожистые, темно-зеленые. Средняя площадь листовой пластинки у исполинской осины на 32,2 % больше аналогичного показателя у обычной осины. Значительно крупнее и вегетативные почки. Средняя длина устьиц исполинской осины $0,028 \pm 0,004$ мм, что превышает этот показатель у обычной осины на 33 %; превышение размеров пыльцевых зерен составляет 14,7 %. Длина либриформа у деревьев исполинской формы в возрасте 10–50 лет превышает длину либриформа деревьев контрольной осины на 23,8–33,9 % (с увеличением возраста данный показатель уменьшается и к 90 годам составляет всего лишь 14,5 %), объем среднего членика примерно вдвое больший. Различия между исполинским и обычным клонами наблюдались и по соотношению тканей в древесине: у первого меньше сосудов, но значительно больше механической ткани.

Насаждения исполинской и обычной осин различаются по лесоводственной и хозяйственной характеристикам. Так, средний диаметр исполинской осины больше среднего диаметра контрольной осины на 23,5 %, а объем среднего дерева – в 1,7 раза. Запас древесины в господствующем ярусе насаждения исполинской осины выше такового контрольной осины на $262 \text{ м}^3/\text{га}$ и составляет $564 \text{ м}^3/\text{га}$; средний годичный прирост древесины выше на 87,9 %. Исполинская осина поражается сердцевинной гнилью примерно в возрасте 70–75 лет, при этом объем гнили от запаса древесины не превышает 4,5 %. В сравнении с этим повреждение сердцевинной гнилью обычной осины наступает в более раннем возрасте (30–40 лет), а объем гнили равен 14 %. Деревья исполинской осины проявляли повышенную устойчивость и к другим видам заболеваний.

Клон новосибирской исполинской осины является триплоидным и имеет соматическое число хромосом $2n = 3x = 57$.

Вторая группа исполинских триплоидных ($2n \approx 57$) осин женской сексуализации в возрасте 130 лет была обнаружена в лесничестве Пиккнурме в Эстонской ССР. Диаметр самых больших деревьев этого насаждения превышал 90 см, высота достигала более 30 м, а объем ствола 10 м^3 [138]. Длина устьиц у триплоидных осин была равна 0,31 мм и в 2 раза превышала (достоверность 99,9 %) длину устьиц диплоидных осин. Различались по величине у этих осин также пестичные сережки, листовые пластинки и черешки. Однако фракционный состав пероксидазы, эстеразы и кислой фосфатазы белковых экстрактов из листьев был одинаков как у диплоидной, так и у триплоидной осины.

В дальнейшем триплоидная осина была найдена в Эстонии в шести местах [109]. В Пиккнурмеском и Ыйзуском лесничествах она образовывала самостоятельные насаждения. В Тяхтвереском опытном лесничестве были выявлены один экземпляр триплоидной осины и группа муж-

ских триплоидных осин, растущих совместно с диплоидными женскими особями. В Ярвсельском учебно-опытном лесхозе триплоидные осины росли также вместе с диплоидными, а в Алатскивском лесничестве они представляли собой отдельную группу в древостое диплоидных осин.

По росту и продуктивности особого внимания заслуживают насаждения триплоидной осины в Пиккнурмеском и Ыйзуском лесничествах, а также в Ярвсельском лесхозе (табл. 5).

5. Средние таксационные показатели триплоидных осин Эстонской ССР (Тамм, Ярвекюльг, 1975)

Лесничество, лесхоз	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Пол
Пиккнурмеское	130	32,4	76,2	♀
Ыйзуское	84	36,5	38,4	—
Ярвсельский	51	29,5	30,6	—
Тяхтверское (одиночное дерево)	52	23,1	44,6	♂
Тяхтверское (группа деревьев)	46	21,1	26,8	♂
Алатскивское	32	15,7	11,3	—

Высота срубленного модельного дерева (примерный возраст 130 лет), произрастающего в Ыйзуском лесничестве, составляла 37,3 м, а диаметр 43,3 см; по этим данным оно превосходило все известные в тот период показатели высоты триплоидных осин [145].

Кроме исполинских осин, среди видов рода *Populus* аутотриплоиды, возникшие в природных условиях, известны в Голландии у белого тополя — *P. alba* L. (Dillewijn van, 1940), в Канаде у белого и сереющего [*P. canescens* (Ait.) Smith] тополей (Peto, 1938), в Португалии у тополя бальзамического (Gomes, 1944). Описан также спонтанный триплоид тополя осинообразного — *Populus tremuloides* Michx. (Einspahr et al., 1963) и т. д.

В частности, в Канаде у тополя белого были исследованы два мужских дерева, которые по внешнему виду значительно отличались от женских диплоидных экземпляров и оба оказались триплоидами (Бреславец, 1963). В отношении тополя сереющего предполагается, что он возник путем естественной гибридизации между европейскими видами тополя белого и осины.

В сравнении с триплоидами аутотетраплоиды осины в природных условиях пока не обнаружены.

Березы. Установлено наличие нескольких спонтанных аутотриплоидных ($2n = 3x = 42$) деревьев березы повислой. Одно из них обнаружено в Дании (Helms og Jorgensen, 1925), несколько других — в различных районах Швеции (Johnsson, 1944, 1974; Löve, 1944), в Финляндии (Sarvas, 1958) и в ФРГ (Klaehn, 1950; Dietrich, 1963).

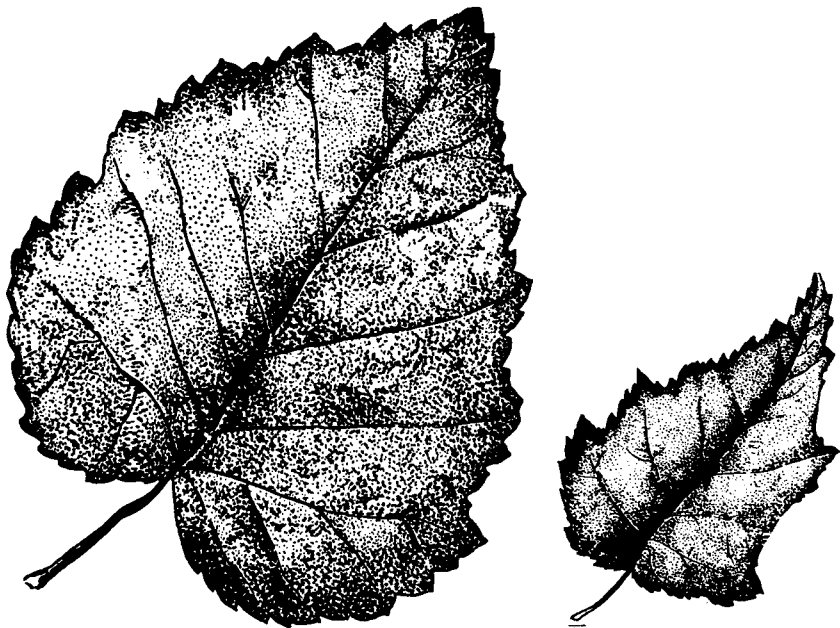


Рис. 16. Листья разных форм березы, произрастающих в Экебо (Швеция): триплоидной формы (слева) и обычной диплоидной (сбор Л. Ф. Правдина)

Триплоидные березы из Швеции были представлены двумя различными генетическими типами.

Первый тип — ауотриплоиды из Экебо, Коде и Эдсбина — возникли от диплоидного вида береза повислая ($2n = 2x = 28$) и характеризовались более толстыми и темно-зелеными листьями, которые имели двойную зазубренность, характерную для названного вида (рис. 16).

Площадь листовых пластинок ауотриплоидных деревьев была на 110 % больше площади листа обычной березы и составляла 16,4 — 18,2 см² вместо 8,7 см² у диплоида, относительно крупными были и сережки (Johnsson, 1944; Löve, 1944). Кроме того, эти деревья имели на 27,3 — 56 % (по данным разных авторов) более длинные, чем у обычной березы повислой, устьичные клетки, а по своим размерам значительно превосходили диплоидные деревья того же возраста. Однако сильно варьирующие по величине пыльцевые зерна ауотриплоидов оказались на 50 % пустыми, тогда как при наличии содержимого они на 11 % были больше по диаметру пыльцевых зерен диплоидной березы (рис. 17). Женская плодovitость также практически отсутствовала, так как только 3,3 % семян содержали зародыши, из которых 9 % были способны к прорастанию. Продукция древесины на примере одного из триплоидных экземпляров превосходила продуктивность одновозрастного диплоида на 36 %.

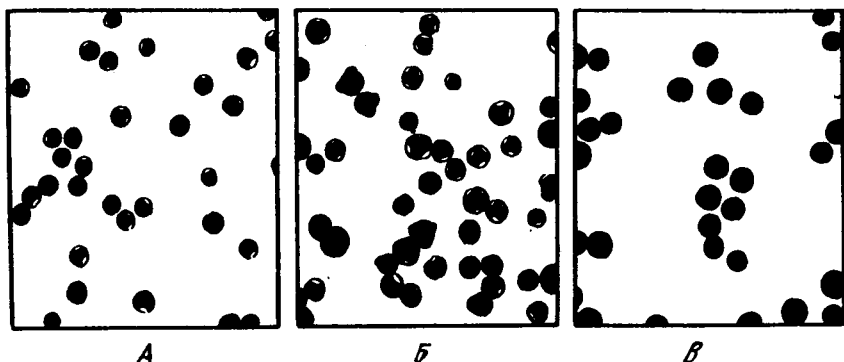


Рис. 17. Пыльцевые зерна диплоида (А), триплоида (Б) и тетраплоида (В) *Betula pendula* (= *B. verrucosa*) (по Johnsson, 1974)

Второй тип триплоидов, обнаруженный в Экебо, по внешнему виду был очень сходен с березой пушистой ($2n = 56$) и считался первым поколением (F_1) от скрещивания между видами береза повислая и береза пушистая. Данный триплоид (аллотриплоид или триплоидный аллоплоид) имел чрезвычайно мелкие ($5,79 \text{ см}^2$) листья (Бреславец, 1963), но похожие по размерам, форме (с округлым основанием) и опушенности на листья березы пушистой.

Финские аутотриплоидные березы (рис. 18) по сравнению с шведскими аутотриплоидами характеризовались большей плодовитостью (Sarvas, 1958): 21 % семян с зародышами у одного из исследованных деревьев и 66 % — у другого. Способность семян к прорастанию была также более высокой и составляла 19 %. То же можно сказать и в отношении пыльцевых зерен без содержимого: их было 38 % вместо 50 % у шведских аутотриплоидов. Финские исполинские березы наряду с триплоидными формами осины исследуются на лесной опытной станции в Рутсинкюля.

Были описаны результаты свободного опыления некоторых шведских аутотриплоидов березы повислой в сочетании с результатами скрещивания между двумя аутотриплоидами из разных местообитаний и аутотриплоида с диплоидом [140].

В потомстве аутотриплоидов от свободного опыления появились растения с различными значениями соматического ($2n$) числа хромосом — от 28 до 59. Анеуплоиды в потомстве аутотриплоидов имели $2n = 29-32$, что близко к величине диплоидного набора хромосом. В несколько меньшем числе встречались в потомстве анеуплоиды с $2n = 33-39$, за исключением тех из них, которые содержали в соматическом наборе 35 и 42 хромосомы.

У отдельных анеуплоидов соматическое число хромосом было равно 43–50. Их происхождение объясняется возможностью слияния не-



Рис. 18. Исполинская форма березы (в центре); вокруг древостой обычной одно-возрастной с ней березы. Финляндия, Пункохарью. Фото В. Е. Вихрова

редуцированных гамет, которые потеряли несколько хромосом. И, наконец, отдельные особи потомства в описываемом эксперименте имели $2n = 56$, т. е. являлись ауотетраплоидами, произошедшими благодаря слиянию нередуцированных 28-хромосомных гамет (см. рис. 17).

Для анеуплоидов была характерна чрезвычайная вариабельность в отношении жизнеспособности и морфологической изменчивости. Однако анеуплоиды, у которых соматическое число хромосом было кратно семи, т. е. $2n = 35$ и 49, оказались более жизнеспособными, чем остальные хромосомные типы, и они встречались, как указывалось выше, в большем количестве. По-видимому, это объясняется сбалансирован-

ностью чисел хромосом у данных цитотипов. Большое количество анеуплоидов характерно и для потомства аутоотриплоидных берез, произрастающих в ФРГ (Dietrich, 1963).

Мы разделяем мнение Дарлингтона и Янаки Аммаль (Darlington, Janaki Ammal, 1945), а также Тишлера (Tischler, 1950), которые считают, что у родов *Betula* и *Alnus* основное число хромосом равно 7, а не 14. Соответственно особи с $2n = 35$, 42 и 49 следует отнести к категории не анеуплоидов, а полиплоидов, что, видимо, и обуславливает их повышенную жизнеспособность. Исследованиями последних лет спонтанные триплоиды и тетраплоиды обнаружены у березы карельской [45, 110].

Высокорослое триплоидное дерево березы карельской (узорчатой) впервые обнаружил в Финляндии Сарвас (Sarvas, 1958). Второе триплоидное дерево этой березы в возрасте 11 лет было выявлено А. В. Козьминой и А. К. Буториной [45] в культурах Семилукского питомника Центрального НИИ лесной генетики и селекции (Воронежская обл.).

По внешнему виду воронежское триплоидное дерево имеет очень декоративную текстуру древесины, которая прослеживается в нижней части ствола до 2,8 м, т. е. до наибольшей высоты по сравнению с другими деревьями насаждения. Следовательно, по показателю выхода ценной декоративной древесины триплоид превосходит обычные деревья. Данное дерево имеет высоту 4,5 м и диаметр 7,5 см, уступая по названным показателям только нескольким наиболее крупным деревьям березы карельской. Листья у него значительно крупнее, чем у других деревьев: на 33 % по длине и на 41 % по ширине.

Триплоидная природа описываемого дерева была подтверждена цитологическими исследованиями. Однако наряду с числом хромосом $2n = 3x = 42$ у него наблюдались отклонения: $2n = 26-28, 29-39$.

В мейозе триплоида выявлены значительные нарушения: наличие унивалентов наряду с тривалентами и тетравалентами (группа из четырех гомологичных хромосом), забегание хромосом в метафазе I, мосты и отставание хромосом в анафазе I и др. Кроме того, для триплоида березы карельской было характерно наибольшее проявление в мейозе так называемого цитомиксиса — перехода части цитоплазмы и хромосом из одних клеток в другие. Указанные типы нарушений, в том числе и цитомиксис, служат, по-видимому, причиной усиления анеуплоидии гамет, невыровненности по величине и слабой жизнеспособности пыльцы триплоида. В то же время обуславливающая у него нередуцированная (диплоидная) пыльца имеет несомненную селекционную ценность.

Более ранними исследованиями В. И. Ермакова и др. у березы карельской было установлено спонтанное возникновение тетраплоидов, имеющих соматический набор хромосом около 56, тогда как у этой березы, являющейся формой березы повислой, число хромосом в ди-



Рис. 19. Трехбороздное пыльцевое зерно березы (вид не определен) с гладкой скульптурой

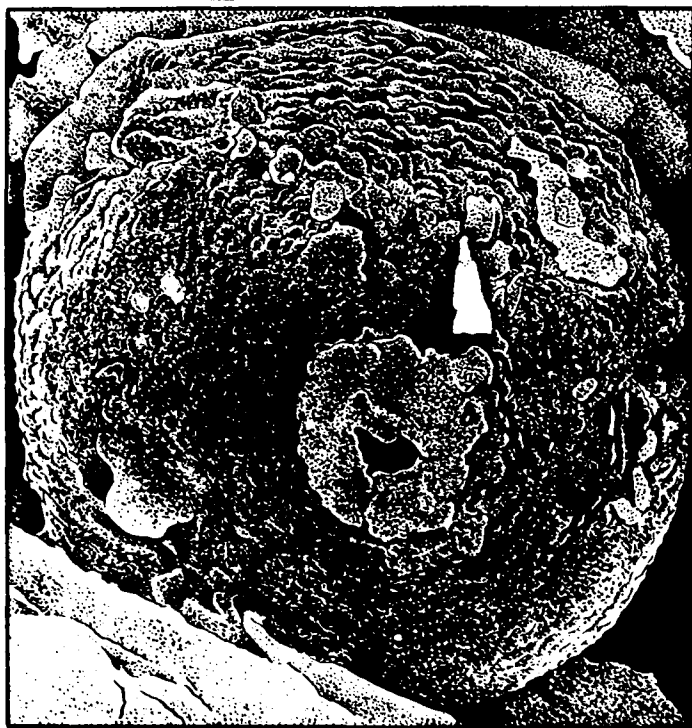


Рис. 20. Односпоровое пыльцевое зерно березы (вид не определен), покрытое прерывистой наружной оболочкой

плоидном состоянии равно 28 [110]. То же число хромосом имеет и береза повислая.

Тетраплоиды возникали в виде порослевых побегов от корневой шейки и имели признаки березы пушистой. В сравнении с этим маточные деревья по своей морфологии были подобны березе повислой и имели узорчатую текстуру древесины.

Одно из модельных деревьев было размножено в течение трёх вегетативных поколений путем перепрививки и воспроизводило признаки как березы пушистой (при размножении порослевых побегов), так и березы повислой (при размножении ветвей кроны маточного дерева). Различия на уровне видов при разных типах прививок проявились и по показателю жирнокислого состава липидов, определяемого методом газовой хроматографии.

На основании этих данных высказано предположение, что березы повислая и пушистая принадлежат к одному геновиду.

При изучении полиплоидии не только берез, но и других древесных растений наряду с определением морфометрических показателей пыльцевых зерен целесообразно изучение их сравнительной морфологии при использовании СЭМ. Особенно это важно при исследовании аллополиплоидов, а также при дифференциации ауто- и аллополиплоидов в спорных случаях (пример с березами). Надо полагать, что при аутополиплоидии пыльцевые зерна должны отличаться от диплоидов только размерами, тогда как в случае аллополиплоидии могут наблюдаться и морфологические различия с контролем.

Возможности СЭМ позволяют изучать не только морфологию пыльцы, но и использовать этот показатель в таксономических целях (Тахтаджян и др., 1985). С помощью СЭМ нами были получены некоторые морфологические характеристики пыльцы сосны, березы (рис. 19, 20), мхов и других растений.

Другие лиственные породы. Триплоидные экземпляры известны у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), их наблюдали среди семян из многозародышевых желудей (Johnsson, 1946; Бурда, Щепотьев, 1973).

В Воронежской обл. обнаружено 130-летнее дерево дуба черешчатого с явными признаками гетерозиса [38]. Высота дерева составляла 35 м, а диаметр на уровне 1,3 м — 68 см, что превышало показатели окружающего дубового насаждения на 18 % по высоте и на 67 % по диаметру. Преобладающее число хромосом в соматических клетках данного дерева было равно 36, единичные же клетки имели диплоидный ($2n = 24$) и анеуплоидный ($2n = 30$) наборы хромосом.

Мейоз у триплоида протекал неравномерно: в профазе I образовывались, наряду с бивалентами, униваленты и триваленты, в анафазе I наблюдалось неравномерное расхождение хромосом к полюсам, в метафазе II формировались неравные по количеству группы хромосом. В результате возникали невыравненные по размерам и числу хромосом (от 14 до 21) пыльцевые зерна, что обуславливало и низкую урожай-

ность дерева. Несмотря на это исследователи рекомендовали триплоиды дуба для внедрения в качестве сорта в лесное хозяйство.

Как подтверждение гетерозисного эффекта триплоидии у некоторых лиственных пород можно указать также на триплоидные расы ильма горного (= вяза шершавого) — *Ulmus glabra* Huds. (= *U. scabra* Mill.) (Kiellander, 1950) и др. В японском тутоводстве уже давно используются естественно возникшие триплоидные шелковицы с очень высокими кормовыми качествами листа, устойчивые к холоду и к различным заболеваниям.

У некоторых видов лиственных древесных пород спонтанно возникают и полиплоиды другой хромосомной конституции. Однако не во всех случаях имеются данные о принадлежности их к описываемым в настоящем разделе аутополиплоидам.

В качестве примера можно сослаться на открытие тетраплоидов ольхи черной [*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (= *A. glutinosa* Gaertn.)], ольхи японской [*Alnus japonica* (Thunb.) Steud. (= *A. japonica* Sieb.)] (Woodworth, 1929), а также ильма горного (Eklundh — Ehrenberg, 1949). Позднее наряду с обычными диплоидными деревьями были обнаружены тетраплоидные и гексаплоидные (6х) экземпляры ясеня белого — *Fraxinus americana* L. (Wright, 1944). В то же время у родственного вида *F. pennsylvanica* Marsh. были найдены только диплоидные индивидуумы, что еще раз подтверждает неодинаковую способность разных генотипов к умножению хромосомных комплексов.

Описан тетраплоидный экземпляр *Alnus subcordata* C. A. Mey. (= *A. subcordata* C. A. M.), естественно возникший, а в дальнейшем высаженный в Лесном ботаническом саду в Дании (Larsen, 1956).

ПОЛИПЛОИДЫ И АНЕУПЛОИДЫ ХВОЙНЫХ ПОРОД. В противоположность лиственным древесным породам полиплоиды, анеуплоиды и миксоплоиды хвойных пород встречаются редко и обычно характеризуются рядом аномальных признаков, пониженной жизнеспособностью и большей частью погибают (Яблоков, 1962; Illies, 1964; Simak et al., 1968, и др.). В основном они возникают среди семянцев, произрастающих в питомниках и теплицах.

Описаны тетраплоидные сеянцы *Abies firma* Sieb. et Zucc. и лиственницы Кемпфера — *Larix kaempferi* Sarg (Chiba, Watanabe, 1952), триплоиды и тетраплоиды ели европейской (Kiellander, 1950), появляющиеся среди семянцев в лесных питомниках с частотой 0,08 % и отличающиеся от нормальных растений более короткой и толстой хвоей, а также неправильной корневой системой, миксоплоидные сеянцы сосны Эллиота (Mergen, 1958) и др. В силу более медленного роста полиплоидные сеянцы не выдерживают конкуренции со своими диплоидными сородичами и, будучи переведенными на лесокультурную площадь, погибают в возрасте не старше четырех лет. Миксоплоиды сосны Эллиота также не представляют эволюционного значения, так как неспособны образовать

вать репродуктивные органы со сбалансированным числом хромосом и т. д.

При изучении популяционной изменчивости лжетсуги Мензиса (= псевдотсуги Мензиса) — *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Tranco было установлено, что у всех исследованных популяций диплоидное число хромосом равно 26; различия между популяциями заключались только в локализации вторичных перетяжек (Мурая и др., 1976). Однако есть сведения [135], что у данного вида имеются отдельные экземпляры с $2n = 24$ при типе $2n = 26$. У другого вида *Ps. caesia* были выявлены клетки с тремя различными кариотипами: $2n = 24$, $2n = 25$ и $2n = 26$.

В отдельных случаях полиплоиды хвойных достигают взрослого состояния. В частности, в Гельсингфорсе в 1941 г. был найден тетраплоидный экземпляр ели европейской, достигший высоты 1 м и названный "ель широколистная" (*P. excelsa* f. *brevifolium*). Описана анеуплоидная разновидность *Pinus radiata* D. Don ($2n = 25$) под названием "сосна Эльдorado" [141].

Был также найден естественно возникший тетраплоидный сеянец криптомерии японской (*Cryptomeria japonica* D. Don.) с несколько утолщенными и закрученными семядолями (Zinnai a. Chiba, 1951). Кроме того, обнаружены естественно появившийся тетраплоидный индивидуум *Pinus densiflora* Siebold et Zucc. и триплоидный экземпляр можжевельника виргинского (*Juniperus virginiana* L.).

Первый известный тетраплоид лиственницы был обнаружен в природе, в одном из парков Гиссельфельда (Дания) в 1949 г. (Christiansen, 1950). Тетраплоид лиственницы, описанный как *Larix decidua* var. *pendula*, представлял собой экземпляр 56—58-летнего возраста, высотой 15,2 м при диаметре 97,5 см на высоте 1,3 м. Судя по габитусу, это дерево отнесено к плакучему типу.

Описываемый тетраплоид имел по неизвестной причине очень медленный прирост до 8 и после 27 лет. Средняя длина его хвои была равна 33,1 мм, у диплоида — 17,6 мм. Нередко шишки тетраплоида были более широкими и конусовидными (иногда плоскими), но величина их варьировала сильнее, чем у диплоидов; последнее объясняется недостаточным образованием семян, которые были относительно крупными, но большей частью без содержимого (Бреславец, 1963). Чешуи шишек были более широкими, часто зазубренными и блестящими.

Известны факты завязывания семян с анеуплоидным и миксоплоидным наборами хромосом, например у сосны кедровой сибирской [71]. При анализе семян от отдельных деревьев саянской низкогорной (юг Красноярского края — зона оптимума произрастания вида) и среднеуральской (Свердловская обл. — северо-западная граница ареала вида) популяций были встречены анеуплоиды с $2n = 23$ и $2n = 25$ вместо $2n = 24$ хромосомами, миксоплоиды, имеющие одновременно $2n = 24$ и $2n = 48$, а также клетки с различным числом хромосом (24, 36, 48, 72),

правда, встречаемость их была незначительной и составляла 0,2 %.

При анализе внутривидовой изменчивости кокеттау-мунчактинской популяции сосны кулундинской были обнаружены два про-ростка с анеуплоидным набором хромосом: $2n = 24 + 2$ и $2n = 24 + 1$. "Лишние", по выражению В. А. Бударагина [12], хромосомы в обоих случаях относились к метацентрическому типу.

На основании указанных выше данных большинство исследователей считают, что хвойные породы только в диплоидном состоянии обладают оптимальным физиологическим особенностям.

* * *

Приведенные в настоящей главе примеры не дают права обобщать все многообразие исполинских и других полиплоидных форм лиственных древесных пород, возникающих в естественных условиях. Однако они свидетельствуют об определенной роли полиплоидии в эволюции и микроэволюции покрытосеменных древесных растений и необходимости охраны этой категории уникальных генотипов. В качестве подтверждения можно назвать хотя бы тот факт, что даже в Дании при полном отсутствии там девственных лесов уже много лет назад был выявлен и описан аутоотриплоид березы повислой, который сначала ошибочно был принят за F_1 *B. pendula* × *B. pubescens* [140].

Среди полиплоидов особым гигантизмом и соответственно практической ценностью обладают аутоотриплоиды. Они возникают в природе половым путем от оплодотворения гаплоидной женской гаметы нередуцированной (диплоидной) пылью, и наоборот. Одна из цитологических причин этого явления заключается в том, что в мейозе диплоидных особей, и в частности осины, часто встречаются униваленты и другие нарушения мейоза (Müntzing, 1936; Johnsson, 1940). Это исключает возможность конъюгации хромосом и обуславливает образование гамет с нередуцированным числом хромосом. Вторая причина предполагает запаздывание или отсутствие образования клеточной стенки во втором мейотическом делении, что может привести к возникновению реконструктивных ядер и соответственно пылевых зерен с диплоидным набором хромосом.

У ряда лиственных древесных пород аутоотриплоидия считается оптимальной степенью плоидности (Bergström, 1940; Лутков, 1966). Так, аутоотриплоидные осины обладают, как указывалось выше, прямым стволом, высокой производительностью, интенсивным приростом, крупными листьями и клетками, высоким качеством древесины, устойчивостью к сердцевинной гнили и другими положительными свойствами. Аутоотриплоиды, кроме того, выгодно отличаются от аллотриплоидов, что следует учитывать в лесной селекции и семеноводстве. В отличие от аутоотриплоидов спонтанные аллотриплоиды в большинстве случаев не обладают признаками гигантизма, например триплоидный гибрид бе-

рез повислой и пушистой в Экебо (Швеция). Высокая степень стерильности, наблюдаемая у большинства аутоотриплоидов древесных пород, не является непреодолимым препятствием к их практическому использованию и сохранению, поскольку многие из них могут размножаться вегетативным путем. В связи с этим высказывается мнение [38], что система мероприятий по использованию триплоидов может стать одним из эффективных путей выращивания продуктивных и устойчивых насаждений, дающих высококачественную стволовую древесину.

Следует отметить, что в пределах одной и той же древесной породы аутоотриплоиды при одинаковом числе хромосом могут различаться по своему генотипу. Подтверждением этому служат наличие мужских и женских триплоидных форм, неодинаковая интенсивность роста и различия по другим показателям у клонов аутоотриплоидной осины, выявленных в разных странах и регионах СССР. Последнее свидетельствует о существовании популяционной изменчивости не только у таких главнейших лесообразующих пород, как сосна, ель, лиственница, кедр и др. [39, 87], но и у осины, тополя, березы и других покрытосеменных. Ведь только у генотипически неодинаковых исходных популяций могут возникать различные по количественным (величина клеток и др.) и качественным (тип сексуализации) признакам аутоотриплоидные формы и экзemplяры. Однако этот процесс требует дальнейшего изучения.

Иную точку зрения высказывают Ю. А. Тамм и Л. Я. Ярвелькюльг [109], считая, что морфометрические признаки (длина устьиц, величина листьев и др.) аутоотриплоидов, в частности осины, зависят от условий произрастания и варьируют в связи с этими условиями. Это подтверждается следующими показателями длины устьиц (в мкм) по данным разных авторов:

Триплоиды	Диплоиды	Авторы
20	16	Melanders, 1938
32	29	Johnsson, 1940
32	28	Иванников, 1959
27	20	Яблоков, 1963
28	21	Бакулин, 1966

На основании приведенных данных можно сделать вывод, что исследуемый материал необходимо сопоставлять в одинаковые условия произрастания.

В отличие от древесных покрытосеменных голосеменные, как указывалось выше, характеризуются слабой изменчивостью признака "число хромосом". Крайней точкой зрения по этому вопросу можно считать мнение Кошу (Khoshoo, 1961), свидетельствующее о почти полном отсутствии у них полиплоидов. В качестве подтверждения указанный автор приводит сведения, относящиеся к восьми родам семейства Pinaceae, у которых число хромосом оставалось постоянным: $n = 12$, $2n = 24$.

Исключение составляет только род *Pseudotsuga*, гаплоидное число хромосом у которого равно 13.

Согласно другой точке зрения [95], у голосеменных известно только три естественных полиплоида: секвойя вечнозеленая — 6х, лжелиственница китайская — 4х и можжевельник Пфитцера — 4х (более подробные сведения см. в гл. V).

В нашу задачу не входит анализ имеющихся данных о генетических и цитогенетических механизмах макро- и микроэволюции голосеменных, которые, как и другие растения, характеризуются интенсивной внутривидовой (меж- и внутрипопуляционной) изменчивостью. Хотелось бы только отметить, что в настоящее время наряду с изучением числа и морфологии (кариотипа) хромосом проводятся исследования по выявлению содержания ДНК и других характеристик видов и внутривидовых таксонов в связи с эволюцией растений. Особый интерес представляют эти исследования применительно к голосеменным, которые характеризуются постоянством числа хромосом и у которых такие генетические механизмы эволюции и микроэволюции, как поли- и анеуплоидия, выражены относительно слабо.

Из данных, обобщенных в обзоре Е. Н. Муратовой и М. В. Круклис [73], следует, что у видов голосеменных, относящихся к различным порядкам, наблюдаются значительные, в 15–24 раза, различия по содержанию ДНК в пересчете на геном (объем интерфазного ядра) и хромосому (объем интерфазных хромосом). В пределах же семейства виды по количеству ДНК могут различаться в 2–4 раза. Одновременно наблюдаются и межпопуляционные различия в пределах одного вида по содержанию ДНК, которые выражаются в величинах 1,4–2,2.

Кроме того, у голосеменных в отличие от многих покрытосеменных, грибов и других организмов увеличение содержания ДНК не находится, за некоторым исключением, в прямой зависимости от степени пloidности, а в большинстве случаев наблюдается обратная картина.

В частности, содержание ДНК на геном у диплоида можжевельника китайского составляет 13,9 пкг, а у тетраплоида того же вида соответственно 10,5 – 16,7 пкг [153]. Естественно возникший полиплоидный вид секвойя вечнозеленая имеет ДНК меньше на геном (12,5 пкг), чем большинство других диплоидных представителей семейства таксодиевых (13,1 – 16,0 пкг). В то же время в качестве одного из предполагаемых механизмов увеличения ДНК у голосеменных и соответственно роли этого феномена в их эволюции считается возможность своеобразной полиплоидии, или скрытой полиплоидии [153]. В этом случае, как указано в обзоре Е. Н. Муратовой и М. В. Круклис [73], может происходить умножение большинства генов за счет дупликаций по длине ДНК, и геном с увеличенным ее количеством приобретает структуру полиплоида, но без увеличения групп сцепления (числа хромосом).

Уменьшение содержания ДНК наблюдается и у видов древесных

покрытосеменных, имеющих относительно высокий уровень пloidности, тогда как при более низких ее значениях объем ядра увеличивается пропорционально возрастанию степени пloidности. Например, у гексапloidов ($2n = 6x = 84$) березы количество ДНК понижается на 4,5 % по сравнению с диплоидом. Наблюдаются и другие случаи, когда современные полипloidные формы обладают меньшим количеством ДНК, чем древние диплоиды [107].

Анеупloidы лиственных пород в связи с тем, что они имеют неполный набор хромосом ($2n \pm 1$ и т. д.) и в процессе их мейоза не происходит образования пар и разъединения гомологичных хромосом, как правило, стерильны. В то же время многие из них достигают взрослого состояния, обладают комплексом положительных качеств и при наличии способности к вегетативному размножению могут иметь практическое значение.

Природа цитомиксиса, который характерен для представителей рода *Betula* и многих других растений, еще окончательно не выяснена. Н. В. Чувашина и др. [121] связывают его с нарушением обменных процессов в организме под действием полипloidии, мутагенеза или гибридности.

По нашему же мнению, цитомиксис высших растений подобен явлению гетерокариоза у дейтеромицетов (несовершенных грибов), в результате которого происходит обмен ядерным материалом между клетками. В дальнейшем развитии данного процесса у грибов имеет место парасексуальная рекомбинация как результат совмещения (копуляции) ядер гетерокарионов и последующие митотический кроссинговер и митотическая гаплоидизация [64].

Следует отметить, что изучение и использование полипloidов, а возможно, и анеупloidов лесных древесных растений представляют не только научный интерес, но и могут способствовать поднятию продуктивности лесов, особенно тех, основными компонентами которых являются лиственные породы. В отношении хвойных пород можно сказать, что у них определенные перспективы сулит возможность использования гаплоидов (подробнее см. в гл. IV и VI).

СПОНТАННЫЕ МУТАЦИИ И
ГИБРИДЫ

Мутациями называют наследственно устойчивые изменения признаков и свойств организма, возникающие под влиянием автогенетических и внешних факторов — мутагенов. Естественный мутационный процесс рассматривается как основа эволюционных преобразований видов. Однако значение различных классов ядерных (в отличие от цитоплазматических — внеядерных) мутаций в эволюционном процессе неоднозначно и продолжает оставаться предметом дискуссий.

Роль геномных мутаций (поли- и анеуплоидов) в таксономии и филогении растений представлена в многочисленных публикациях. На основании анализа большого литературного материала Н. А. Бородина приходит к выводу, что полиплоидия может иметь значение в эволюции любого вида [10]. Накопление же других типов мутаций в гомологичных хромосомах полиплоидов и их последующая дивергенция или же сочетание полиплоидии с гибридизацией также обуславливают эволюционные сдвиги. Одновременно существует точка зрения (Дубинин, Щербаков, 1965; Щербаков, 1968), что полиплоидия и редукция (уменьшение) наборов хромосом, приводящие к изменению комплекса признаков, при отсутствии в ядерном материале других генетических изменений создают новые условия для проявления действия генов. З. П. Коц высказывает также мнение, что геномные мутации чаще встречаются у тех представителей различных семейств, которые характеризуются мелкими хромосомами (1—4 мкм) [93].

Кроме мутаций генома (мутаций кариотипа), существуют другие типы, или классы, мутаций. К ним относятся хромосомные (транслокации, инверсии, нехватки, делеции и дупликации) и генные мутации. Последние вместе с так называемыми микроперестройками часто объединяют в класс точковых мутаций. К числу хромосомных, или структурных, мутаций хромосом можно отнести и кольцевые хромосомы (Дубинин, 1985).

Генные мутации связаны с изменениями в молекулярной структуре гена. В общем виде они вызываются нарушениями последовательности нуклеотидов в ДНК вследствие их вставок, выпадений или замены, что в конечном итоге приводит к фенотипическому эффекту в виде морфологических, физиологических или биохимических преобразований. Мутантные (обычно рецессивные) гены в гомозиготном состоянии немедленно подвергаются действию естественного отбора, а в гетерозиготном накапливаются в популяциях в скрытом состоянии.

Хромосомные мутации возникают в результате разрывов хромосом и последующего воссоединения их концов каким-либо иным способом. З. П. Коц предполагает, что они играют основную роль в эволюции ка-

риотипа семейств, имеющих сравнительно крупные (5—15 мкм) хромосомы, к числу которых относятся и хвойные растения [93].

Под влиянием мутагенных факторов окружающей среды и экспериментальных условий происходят различные структурные перестройки хромосом — хромосомные и хроматидные aberrации, образование которых связано с мутагенезом [22, 23, 30, 32]. К главным типам структурных перестроек, зависящим от числа разрывов, их местоположения на хромосомах и способа воссоединения, некоторые авторы [25 и др.] причисляют следующие: терминальные нехватки, интерстициальные делеции, дупликации, пара- и перичентрические инверсии, небольшие реципрокные транслокации, транслокации плеча, последовательные транслокации и др. К числу нарушений хроматинового материала относят также фрагменты, выбросы хромосом в метафазе, их отставания и задержания в анафазе, простые и сложные хромосомные и хроматидные мосты, дополнительные ядра в телофазе и др. [13, 15].

Разные типы мутационных изменений имеют неодинаковое эволюционное значение. Так, генные мутации, как правило, приводят к изменению одного или нескольких признаков (плейотропный эффект), в результате чего создаются возможности для дивергенции форм.

Хромосомные мутации могут быть двух видов: без изменений общего количества генетического материала (ДНК) в ядре и с изменением этого количества. К первой группе относятся инверсии и транслокации, которые, вызывая изменение группы признаков, одновременно приводят к возникновению барьеров нескрещиваемости (Скворцов, 1982). Количество инверсий в популяции регулируется естественным отбором, соответственно они имеют и адаптивное значение. Во вторую группу входят дупликации и делеции, которые приводят к изменению нескольких, обычно сцепленно (совместно) наследуемых признаков. Этот класс хромосомных мутаций иногда обуславливает возникновение разновидностей или даже систематически близких видов.

При дупликациях удвоение того или другого участка хромосомы может происходить повторно, в результате чего эти участки хроматинового материала сильно удлиняются и число генов в них умножается. Другие же участки хромосомы остаются без изменений. В общем увеличение ДНК при дупликациях создает резерв, в котором могут накапливаться мутации без нарушения нормальной жизнедеятельности организма.

Так называемые сегментные дупликации могут приводить к накоплению гетерохроматиновых районов у отдельных хромосом и к увеличению размеров последних, что связано с развитием системы генов, детерминирующих количественные признаки [93].

По характеру локализации мутации делятся на генеративные и соматические. Генеративные возникают в половых клетках и реализуются в потомстве в зависимости от гомо- или гетерозиготности по мутантному локусу зародышей и образующихся из них растений. В случае со-

матических мутаций мутантные клетки образуют ткань, которая может проявиться на отдельной ветке или другой части растения. Такие растения называют мозаиками, или химерами.

Разновидностью соматических мутаций считаются почковые мутации, возникающие в меристеме точки роста стебля и легко обнаруживаемые по внешнему виду. Вероятность возникновения и проявления таких мутаций вполне реальна, и, по-видимому, она приводит к ухудшению посевных качеств семян у старых деревьев [74]. Следует отметить, что и генные мутации, и хромосомные перестройки имеют эволюционную значимость только при участии естественного отбора.

Густафссон (Gustafsson, 1962) считал, что среди факторов, вызывающих мутации, важное значение для долгоживущих растений имеет естественная радиация. Этот фактор индуцирует примерно 40—50 % спонтанных мутаций у лесных древесных пород. В настоящее же время список мутагенов окружающей природной среды значительно увеличился [17, 22, 23].

В отношении частоты проявления мутаций ("геновариаций" по Четверикову, 1968) лесных древесных пород мнения исследователей расходятся. Наиболее распространенными считаются представления о редкости мутационных событий на уровне изменений генов или структурных преобразований хромосом.

Так, Э. Майр считает, что у большого дерева в старом лесу каждая новая мутация может возникнуть с интервалом от 100 до 200 лет [59]. Соответственно мутационное давление как фактор, определяющий эволюцию, у таких организмов играет ничтожную роль.

Той же точки зрения придерживается и Г. П. Морозов, полагая, что у древесных пород, судя по обилию морфологических, физиологических и биохимических форм, существуют все перечисленные выше категории мутаций, однако их обнаружение осложняется незначительной вероятностью выживания, в соотношении примерно 1 : 150 000 [74]. Кроме того, выявлению мутаций в естественных насаждениях препятствует малая изученность фенотипического разнообразия древесных пород в норме, особенно на уровне элементарных признаков — фенотипов. О наличии мутаций можно судить на основании того, что вновь обнаруженный признак с аналогичной частотой встречается на других хорошо изученных в генетическом отношении объектах.

Чаще всего многие редкие отклонения от нормы в виде отдельных особей или их небольших скоплений обнаруживаются не в лесу, а в питомниках, древесных школах, в отдельных группах деревьев и на опушках леса [148 и др.]. Это свидетельствует о незначительной жизнеспособности мутаций и должно быть учтено при организации охранных мероприятий. Аналогичное мнение высказывает и А. Мюнтцинг, который считает, что вновь возникшие мутанты в большинстве случаев нежизнеспособны по сравнению с исходными формами (видами) и поэтому не могут конкурировать с ними.

В противоположность сказанному выше существуют представления, согласно которым в процессе эволюции некоторых видов лесообразующих пород, и в частности рода *Pinus*, у которого число хромосом более или менее постоянно ($2n = 24$), главным поставщиком наследственных изменений, имеющих значение в видообразовании, являются генные мутации (Saylor, 1964). Предполагается также, что причиной кариотипических различий изолированных популяций сосны обыкновенной в Северном и Центральном Казахстане могут быть хромосомные мутации типа дупликаций, делеций, инверсий [12].

Описаны, например у сосны Сабина, выбросы в процессе митоза отдельных хромосом, хроматидные мосты в анафазе и другие отклонения от нормы, что рассматривается как результат спонтанного мутирования отдельных клеток (Машкин и др., 1983).

В отношении эволюционной роли мутаций З. П. Коц высказывает предположение, что дивергенция видов рода *Populus*, у которого неизвестны полиплоидные виды, осуществлялась благодаря медленному накоплению генетических различий через мутации [93]. Указывается также на возможность происхождения *Pseudolarix* ($x = 11$) от *Larix* ($x = 12$) в результате разрыва у последней X хромосомы гаплоидного набора в центромерной области и ее последующей элиминации. Кроме того, две самые короткие акроцентрические хромосомы *Pseudotsuga* ($x = 13$) считаются производными от одной длинной хромосомы с медианной или субмедианной центромерой кариотипа *Larix* и др. Эти крайние точки зрения, на наш взгляд, не охватывают всего возможного разнообразия мутационных изменений, в связи с чем для практической работы нам кажется правильным разделение всех мутаций на три группы: нейтральные, положительные и отрицательные (Шмальгаузен, 1946).

Ниже описаны некоторые примеры обнаружения генных и хромосомных мутаций (в дальнейшем изложении — мутаций) лесных древесных растений, которые по фенотипу заметно отличаются от особей своего вида или популяции и поэтому классифицируются как редкие ботанические памятники природы.

Определенный научный и природоохранный интерес представляет возможность обнаружения и идентификации спонтанных мутаций древесных пород при помощи подбора фенов, анализа изоферментного спектра и других показателей.

Еще большее, чем мутации, распространение в природе имеют спонтанные гибридные популяции или отдаленные гибридные экземпляры, а также группы гибридных особей лесных древесных пород, подлежащие охране.

Отдаленная (преимущественно межвидовая) гибридизация древесных растений подразделяется на аллопатрическую и симпатрическую по аналогии с названиями видов, участвующих в этом процессе. Аллопатрическая гибридизация осуществляется между особями двух алло-

патрических видов, т. е. видов, имеющих разобщенные ареалы, но в зоне контакта последних. Этот контакт возникает благодаря разрушению какой-либо географической преграды или в силу других причин и приводит к образованию большого разнообразия гибридных форм, представляющих определенный интерес для селекции. Симпатрическая гибридизация — скрещивание особей двух симпатрических видов, ареалы которых полностью или частично совпадают. Возможность симпатрического видообразования до сих пор остается дискуссионной. Следует, однако, отметить, что деление видов на вышеперечисленные категории условно, поскольку в пределах ареалов симпатрических видов могут быть и аллопатрические популяции [74].

Наряду с названными типами скрещиваний существует особый тип гибридизации симпатрических близкородственных видов, получивший наименование "интрогрессивной гибридизации". При этом типе происходят возвратные скрещивания спонтанных межвидовых гибридов с одним или с каждым из родительских видов, в результате чего осуществляется постепенное проникновение генетического материала одного вида в другой [67] или, иначе, происходит перенос генов от одного вида или подвида к другому, что сопровождается преодолением барьеров, препятствующих скрещиванию [25].

Интрогрессивная гибридизация играет важную роль в эволюции лесных древесных растений, действуя как фактор, увеличивающий наследственную изменчивость и способствующий образованию новых видов. Существует, однако, и иная точка зрения, согласно которой интрогрессивная гибридизация рассматривается как важный фактор в эволюции отдельных рас и популяций [25, 93]. Тем не менее эволюционное значение интрогрессивной гибридизации сомнений не вызывает, а в "Положении о выделении и сохранении генетического фонда в лесах СССР" указано, что в районах интрогрессивной гибридизации исходные виды и их гибриды надлежит включать в состав генетических резервантов. В то же время для сохранения чистоты генофонда главных лесообразующих пород интродукция в их ареалы близкородственных видов, тем более на заповедных территориях, нежелательна из-за возможной интрогрессивной гибридизации.

При спонтанной межвидовой гибридизации может произойти удвоение числа хромосом — аллополиплоидия, или гибридная полиплоидия, которая в ряде случаев сопровождается гетерозиготным состоянием по тем или иным показателям. Многими исследователями аллополиплоидия рассматривается как широко распространенный способ видообразования у покрытосеменных растений, хотя некоторые считают, что аллополиплоиды постепенно разрушаются за счет менделевского расщепления и снижения фертильности.

Для установления гибридности, кроме визуальных характеристик, используются различные другие методы: цитологический (цитогенети-

ческий), кариотипический, хроматографический (определение содержания монотерпенов и изоферментов) и др.

В дальнейшем мы коснемся некоторых проблем отдаленной (межвидовой) гибридизации, а также вопросов, относящихся к внутривидовой комбинативной изменчивости.

Гибридизация, или панмиксия, внутри популяций отдельных видов хотя и не обеспечивает появление новых аллелей или групп сцепления, но обуславливает перекомбинацию генов, что приводит к возникновению многих оригинальных генотипов. Разнообразие в популяциях древесных пород увеличивается также за счет миграции гамет (пыльцы) и зигот (семян) из других популяций, что в конечном итоге создает сравнительно выравненный стабильный полиморфизм видов. И только в изолированных местообитаниях, например в горных условиях, где затруднен обмен генами, увеличивается частота проявления необычных форм — голубых и плакучих у ели сибирской на Алтае, эмеевидных форм у ели обыкновенной в Карпатах и др. (Лучник, 1960, и др.). Однако происхождение этих форм, относящихся, несомненно, к категории редких, еще не доказано и связывать факт их возникновения с проявлением комбинативной изменчивости пока не представляется возможным.

1. МУТАЦИИ И МЕТОДЫ ИХ ОБНАРУЖЕНИЯ И ИДЕНТИФИКАЦИИ

Спонтанные мутации древесных пород в виде причудливой формы ствола и типа ветвления, морфологических нарушений листьев и хвои и т. д. встречаются в природе довольно часто. В частности, пирамидальные мутантные формы найдены у черного и белого (= серебристого) тополя, осины, дуба, граба и др. Разрезанные листья встречаются у березы, ольхи, бука, граба, дуба, липы, клена.

Мутационным путем возникают пестролистные формы древесных растений, а также ланцетные, ложковидные, крупнозубчатые, с пурпурной и желтой окраской листьев, с пузыревидно вздутыми или с курчавым краем листьями, карликовые и другие новообразования, например у дуба [54]. У ольхи, лоха, эвкалипта, ели и других растений известны почковые мутации. Идентичность вышеуказанных изменений у различных видов лесных древесных пород подтверждает возможность существования параллельных отклонений от нормы (параллельных мутаций) в соответствии с законом гомологических рядов Н. И. Вавилова (Картель, Манцевич, 1970; Мамаев, 1970, и др.).

Обращаясь к методам обнаружения и идентификации спонтанных мутаций древесных пород, следует отметить, что если хромосомные мутации представляется возможным выявлять с помощью цитогенетического анализа, то в отношении генных мутаций исследователь в ряде

случаев располагает только косвенными критериями. Объясняется это спецификой лесных древесных растений, у которых обычный генетический (гибридологический) анализ затруднен из-за длительности онтогенеза и относительно поздних сроков вступления в фазу спороношения.

Выше мы указали на метод обнаружения и изучения спонтанных мутаций лесных древесных пород, основанный в первую очередь на морфологических и морфогенетических отличиях новообразований. Разновидностью данного метода можно считать исследования, связанные с изучением так называемых фенов, т. е. элементарных морфофизиологических признаков, которые далее не расчленяются [114]. Изучение фенов или же фенов в сочетании с кариотипическим анализом позволяет в ряде случаев выявлять формы древесных пород, которые могут иметь мутационное происхождение. В качестве одного из примеров морфологических фенов можно назвать такой показатель, как форма семенных чешуй и шишек у ели [85, 112]. Морфологические маркеры (фены) используются также при изучении популяционной структуры и естественной гибридизации древесных растений [61, 111].

К категории фенов относят и изоферментные спектры, иначе электрофоретическую изменчивость ферментов, генетический контроль которых известен [114]. При электрофорезе ферментов с помощью гистохимических методов получают электрофореграммы в виде спектров (групп) полос изоферментов, которые по числу и взаимному расположению неодинаковы для особей, отличающихся по своей генетической конституции, и строго наследуются. Следовательно, спектры изоферментов представляют собой фенотипическую картину аллельной изменчивости (аллельного обеспечения) генов, контролирующих данные ферменты. Таким образом, при изучении спектров изоферментов можно анализировать не только генетическую структуру популяций древесных пород, но и дифференцировать у них спонтанные мутации [74, 76]. Последнее можно, например, применить к полиплоидам, для которых характерно появление новых изоферментов [124]. Последнее оказывает существенное влияние на функциональную специфичность ферментов полиплоидов, расширяя возможности их активности, поскольку отдельные изоферменты действуют только в определенной экологической нише. В результате же увеличения степени аллельной обеспеченности повышается экологическая приспособленность полиплоидов, а также, возможно, их устойчивость к веществам, загрязняющим окружающую среду. Аналогичные исследования с использованием изоферментного теста, или электрофоретической изменчивости (подвижности) ферментов, проводятся в отношении спонтанных генных мутаций древесных пород.

И, наконец, результаты электрофоретического определения фракционного состава ряда ферментов позволяют также сделать заключение о возможных мутационных событиях, наблюдаемых в природной обстановке.

МУТАЦИИ, ВЫЯВЛЯЕМЫЕ С ПОМОЩЬЮ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ. С помощью морфологических критериев выявлены различные типы хлорофильных мутаций у ряда лиственных и хвойных пород.

Хлорофильные мутации. Наиболее распространенной категорией спонтанных мутаций у лесных древесных пород как хвойных, так и лиственных, считаются так называемые хлорофильные мутации, характеризующиеся полным или частичным отсутствием хлорофилла, что выражается в окраске листьев или хвои от почти белого (альбинизм) до разных оттенков зеленого цветов (рис. 21). Альбинизм относится к числу летальных мутаций и проявляется обычно на стадии всходов, так как позднее растения отмирают. Частота появления альбиносов на примере дуба составляет 0,002—0,005 % от числа взошедших растений [54].

Кроме альбиносов, в литературе описаны взрослые деревья, характеризующиеся большей или меньшей степенью хлорофильной недостаточности. К ним относится описанная Лангнером (Langner, 1953) мутация ели европейской, хвоя которой имела желто-зеленый цвет. Известны белохвойная и серебристококонечная мутации (вариации или формы) елей сибирской и европейской.

Белохвойная форма ели сибирской выявлена в Кудымкарском лесхозе Пермской обл. (Мамаев, 1969, 1970). В отличие от типичных особей у данной вариации, представленной одним деревом, побеги текущего года имели не темно-зеленую, а беловато-желтую окраску со слабым зеленым оттенком, что придавало дереву необычайно пестрый облик и декоративность. На втором году жизни хвоя приобретала светло-зеленый цвет и только на третьем году она становилась характерной (густозеленой).

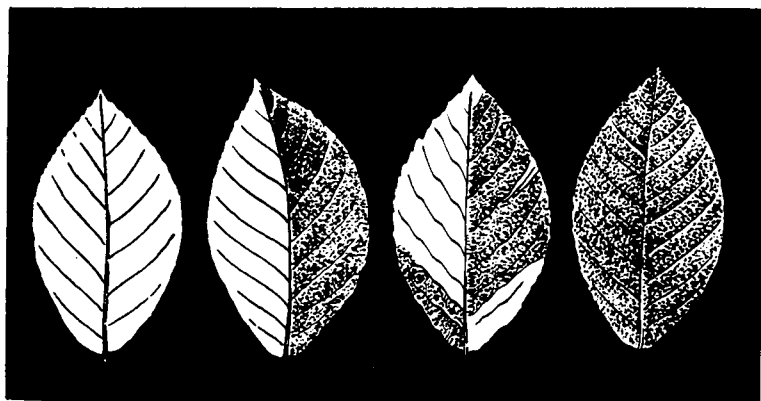


Рис. 21. Различные типы проявления альбинизма у бука; справа — лист нормальной зеленой окраски (из материалов И. Н. Лигаева)

Хвоя у дерева данной вариации тоже была короче, чем у обычной формы: 11–13 мм вместо 12–16 мм. Пластиды постепенно приобретали способность к накоплению характерного для данного вида количества хлорофилла, содержание каротина также со временем возрастало.

Белохвойное дерево ежегодно хорошо плодоносило. Отличительным показателем можно считать также его появление не в лесу, а на обочине проселочной дороги.

Серебристоконечная форма ели европейской встречается в парках западной части СССР и имеет серебристую окраску хвои на концах побегов. С. А. Мамаев считает серебристоконечную (по его мнению, белоконечную) форму ели европейской аналогом белохвойной вариации ели сибирской и предлагает именовать последнюю *Picea obovata* Ledeb. var. *albospicata*.

Морфологические мутации дуба, выявленные на Северном Кавказе, были разделены И. Н. Лигачевым [54] в соответствии с классификацией И. И. Шмальгаузена на положительные (с нормальным развитием и повышенной семенной продуктивностью) и отрицательные (с пониженной жизнеспособностью). Кроме того, им были описаны и почковые мутации.

Нормально жизнеспособные мутации. Среди этой категории мутаций выделены две группы. Одна из них была представлена экземпляром дуба черешчатого в возрасте 110 лет, высотой 19 м и диаметром 48 см, обнаруженным

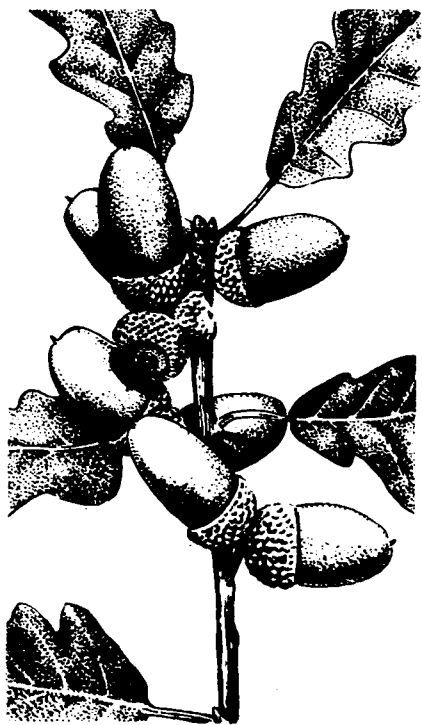


Рис. 23. Многоплодная форма (мутация) дуба скального (из материалов И. Н. Лигачева)



Рис. 22. Дуб черешчатый: слева — спонтанная мутация; справа — нормальная форма (из материалов И. Н. Лигачева)

в пос. Теберда. Данный мутант характеризовался относительно мелкими листьями (табл. 6) зеленовато-серой окраски и удлинненными (игольчатыми) желудями, обильно плодоносил (рис. 22).

Другая группа отнесена к так называемым многоплодным дубам мутантного происхождения, отличающимся скученным (по 10–15 шт.) расположением желудей на побегах и встречающимся с частотой 0,1 % по всей территории Северного Кавказа. Среди этой группы были выделены многоплодные формы (мутанты) дубов скального и пушистого.

Многоплодная форма дуба скального (рис. 23) – дерево высотой 10–12 м овальной низко опущенной кроной, пластинка листа постепенно расширяется от основания и затем резко сужается к вершине, длиной 8–14 и шириной 4–6 см. Лопастей листа (6–9 пар) короткие и округлые, выемки между лопастями достигают $\frac{1}{5}$ ширины полупластинки листа. Почка яйцевидные, 7–9 мм длиной и 4–5 мм в диаметре. Данная форма относится к поздней расе, обильно и часто плодоносит.

6. Характеристика листьев дуба черешчатого мутационного происхождения (по Лигачеву, 1975)

Наименование показателей	Мутант	Нормальные особи	Достоверность различий
Длина листа, см	$5,43 \pm 0,13$	$7,49 \pm 0,19$	9,0
Ширина листа, см	$3,07 \pm 0,08$	$4,49 \pm 0,12$	10,1
Длина листового черешка, мм	$2,66 \pm 0,10$	$2,13 \pm 0,07$	4,4
Число пар лопастей	$3,06 \pm 0,09$	$4,23 \pm 0,07$	10,13
Коэффициент формы листа	1,77	1,67	–

Многоплодная форма дуба пушистого (рис. 24) – дерево 8–10 м высотой, с широкораскидистой кроной. Листовая пластинка у него узко-овальная, густоопушенная, длиной 5–10 и шириной 3–6 см. Лопастей (4–9 пар) короткие, зубчатые или цельные. Выемки между лопастями клиновидной или щелевидной формы, достигают $\frac{1}{2}$, реже $\frac{2}{3}$ ширины полупластинки. Почка длиной 3–5 и шириной до 2 мм, яйцевидные. Относится к позднораспускающейся расе дуба. Обе многоплодные формы могут иметь большое значение в селекции и семеноводстве.

Мутации с пониженной жизнеспособностью. Для этой категории мутаций дубов характерен комплекс следующих признаков: замедленный рост, изменение характера роста (вместо ясно выраженного ствола растение приобретает кустообразную или карликовую форму), уменьшение толщины побегов и размера листовых почек и листьев, резкое замедление роста листа и отсутствие в большинстве случаев плодоношения.

Мелколистные формы дуба черешчатого (рис. 25) и дуба скального отличались очень мелкими листьями: у первого 3–6 см длины и 1,5–



Рис. 24. Многоплодная форма дуба пушистого (из материалов И. Н. Лигачева)

3 см ширины, у второго соответственно 3—10 и 1—6 см. Частота появления этих мутантов — менее 0,001 %.

Рассеченнолистная форма дуба черешчатого (рис. 26) встречалась с частотой 0,0001 %. Листовая пластинка у этого мутанта овальная или сильно вытянутая с клиновидным основанием. Лопасты листа длинные, узкие, преимущественно заостренные. Выемки между лопастями достигают $\frac{9}{10}$ ширины полу-пластинки или доходят до главной жилки.

Обнаружены также цельнолистная форма дуба скального и ложковидная форма дуба Гартвиса, у которого пластинка листа имеет вогнуто-выпуклую форму в виде ложки.

Почковые мутации.

Они отмечены у северокавказских дубов, не более чем у 0,002 % особей. Для большинства из них характерно резкое изменение формы листа. Известна ланцетовидная цельнокрайняя форма, не свойственная дубу черешчатому, или в виде двух сросшихся у основания листьев (рис. 27). Для почковых мутантов характерны и другие проявления аномального морфогенеза (рис. 28).

МУТАЦИИ, ВЫЯВЛЯЕМЫЕ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ФЕНАМ И ОСОБЕННОСТЯМ КАРИОТИПА. Исследованиями в этой области занимались Л. Ф. Правдин и О. П. Шершукова. Были сопоставлены кариотипы двух форм елей европейской (= обыкновенной), произрастающей в условиях Карпат на высоте 1400—1500 м над ур. м. Эти формы различались между собой по морфологическим феном — форме шишек и семенных чешуй. Одна, наиболее распространенная, форма *Picea abies* (L.) Karst. f. *europaeae* Tepl. имела ложкообразноогнутые семенные чешуи, вторая *P. abies* f. *deflexa* Tusz. с отогнутыми наружу семенными чешуями встречалась значительно реже и была обнаружена как в горных, так и равнинных условиях ее ареала в Новгородской и Московской областях, Карельской АССР, Литовской ССР и Белорусской ССР.

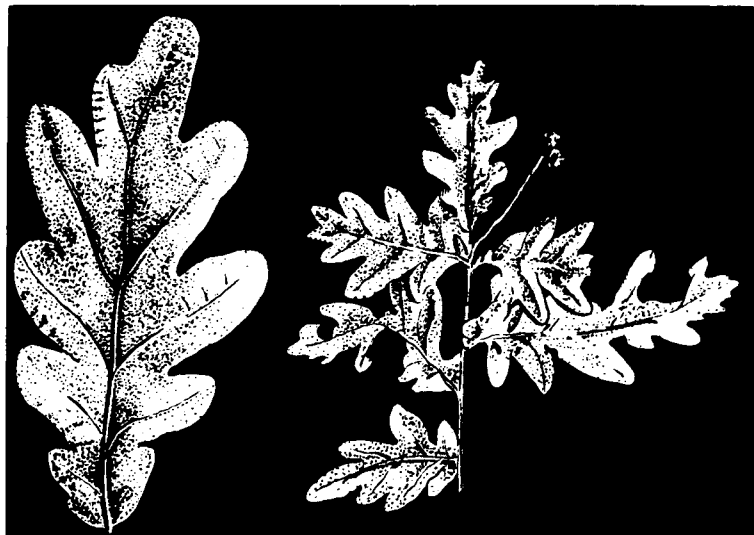


Рис. 25. Побег мелколистной формы дуба черешчатого (справа) и лист нормальной особи (из материалов И. Н. Лигачева)



Рис. 26. Рассеченнолистная форма дуба черешчатого (из материалов И. Н. Лигачева)



Рис. 27. Почковая мутация дуба черешчатого (из материалов И. Н. Лигачева)

Рис. 28. Асимметрия листа почковой мутации дуба черешчатого (из материалов И. Н. Лигачева)

Наиболее существенные и достоверные (при коэффициенте 5,4) различия кариотипов сравниваемых форм проявились по показателю абсолютной длины их хромосом во II – VII и XI парах.

Предполагается, что генетическим механизмом становления формы с отогнутыми наружу семенными чешуями могут быть мелкие хромосомные перестройки. Эволюционная роль этой формы пока не ясна, но тем не менее, с точки зрения охраны генофонда ели европейской она представляет определенное значение.

Выше указывалось (см. гл. I) на наличие хромосомо-абберантных типов с кольцевыми хромосомами у ели сибирской и сосны обыкновенной [14, 104], что тоже можно рассматривать как одно из проявлений спонтанного мутационного процесса.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ФЕРМЕНТОВ ДЛЯ ОБНАРУЖЕНИЯ МУТАЦИЙ. Обнаружить спонтанные мутации древесных пород можно при помощи электрофоретического изучения фракционного состава ферментов и изоферментных спектров.

Обнаружение мутаций по тесту фракционного состава ферментов. Примером подобных исследований могут быть материалы, полученные при сравнительном определении фракционного состава некоторых ферментов у триплоидных осин из Эстонской ССР методом электрофореза белковых экстрактов из листьев в полиакриламидном геле [138].

Одно мужское триплоидное дерево из лесничества Тяхтвере с особенно крупными листьями и устьицами по показателям фракционного состава пероксидазы, эстеразы и кислой фосфатазы заметно отличалось не только от диплоидов, но и других триплоидов. У этого дерева по сравнению с другими недоставало по одной фракции пероксидазы и эстеразы и наблюдалась более слабая активность фосфатазы. На основании этого было высказано предположение, что в данном случае наряду с полиплоидизацией, по-видимому, имело место мутационное отклонение в структуре генома.

Обнаружение мутаций по тесту единичных изоферментов. Была предпринята попытка изучения возможностей обнаружения спонтанных генных мутаций по тесту электрофоретической изменчивости (подвижности) ферментов, генетический контроль которых известен [34]. Исследовались гаплоидные эндоспермы и диплоидные зародыши четырех следующих популяций сосны обыкновенной: звенигородской (территория Звенигородской биостанции МГУ — Московская обл.), мушмарьинской (Марийская АССР), петриловских — болотной и суходольной (Калининская обл.).

Рабочей гипотезой данного исследования было следующее. У деревьев, гомозиготных по какому-либо локусу (гену), при анализе эндосперма можно обнаружить только один тип электрофоретической подвижности белка (фермента), а у гетерозиготных деревьев — два типа. Выявление неизвестного типа фермента (с единичным изоферментом) в гаплоидном эндосперме будет свидетельствовать о его мутационном происхождении.

Наличие единичных изоферментов, т. е. мутантных форм ферментов, было установлено во всех исследованных популяциях (табл. 7). Однако число единичных изоферментов в эндоспермах болотной популяции

7. Число и частота единичных изоферментов в популяциях сосны обыкновенной (по Духареву и Правдину, 1983)

Популяции	Эндоспермы		Зародыши	
	Число единичных изоферментов	Частота, $1 \cdot 10^{-4}$	Число единичных изоферментов	Частота, $1 \cdot 10^{-4}$

Звенигородская:

I ярус	16	5,8	9	1,6
--------	----	-----	---	-----

II ярус	14	5,1	7	1,3
---------	----	-----	---	-----

Мушмарьинская:

I ярус	14	5,1	7	1,3
--------	----	-----	---	-----

II ярус	12	4,4	6	1,1
---------	----	-----	---	-----

Петриловские:

суходольная	26	2,9	13	0,7
-------------	----	-----	----	-----

болотная	39	4,3	19	1,1
----------	----	-----	----	-----

было почти в 2 раза выше, чем у всех суходольных, включая петриловскую. На основании этого был сделан вывод, что популяции, находящиеся в неблагоприятных экологических условиях, имеют более высокий уровень спонтанной мутабельности по сравнению с благополучными популяциями.

Было также показано, что у болотного экотипа частота единичных изоферментов достоверно выше по полиморфным ферментам, т. е. по ферментам, контролируемым несколькими локусами, в сравнении с мономорфными ферментами. К полиморфным ферментам относились неспецифические эстеразы, лейцинаминопептидаза, фосфатазы. Это свидетельствует о влиянии генотипа на интенсивность мутационной изменчивости.

Число и частота единичных изоферментов в зародышах значительно ниже, чем в эндоспермах, и составляют лишь 26—30 % показателей последних. В связи с этим было сделано заключение, что основным фактором, влияющим на проявление мутаций, является отбор на ранних стадиях онтогенеза (на зародышевой, а возможно, и на уровне гамет).

ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ РЕАЛИЗАЦИИ МУТАНТНЫХ ГЕНОВ. Изучением мейоза при микроспорогенезе: (процессе образования пыльца) у сосны обыкновенной и сосны крымской — *Pinus pallasiana* D. Don (= *pallasiana* Lamb.), произрастающих одна в Курской, а другая в Крымской обл., обнаружен феномен, который можно рассматривать как новый тип мейотической мутации у сосны [15]. В частности, в мейозе высокосмолопродуктивных экземпляров сосны обыкновенной отмечен особый тип нарушения, проявляющийся в слиянии на одном из полюсов анафазы второго деления двух несестринских групп хромосом. В результате вместо обычных тетрад с четырьмя редуцированными по числу хромосом микроспорами формировались триады с двумя редуцированными (n) и одной нередуцированной ($2n$) микроспорами. Последние давали начало пыльце с диплоидным набором хромосом.

В генеративной ткани высокосмолопродуктивных деревьев сосны крымской было установлено наличие полиплоидных микроспороцитов наряду с нормальными микроспороцитами, имеющими редуцированный набор хромосом. В сравнении с этим в мейозе средне- и низкосмолопродуктивных особей этого же вида сосны полиплоидные микроспороциты не встречались.

По аналогии с представлениями других исследователей [147] А. К. Буторина и др. [15] связывают это явление с проявлением мутантного гена "ps", контролирующего возникновение так называемых параллельных веретен, которые обуславливают слияние групп хромосом и последующее образование диплоидных гамет. Названные авторы высказывают также мнение о возможной связи названного гена с полигенным комплексом, детерминирующим смолопродуктивную способность сосны, и о целесообразности использования мутантных форм при гибри-

дизации с целью получения высокосмолопродуктивного и достаточно жизнеспособного поли- и миксошпоидного потомства; в качестве аргумента они используют тот факт, что именно миксошпоиды типа диплоид — тришпоид и диплоид — тетрашпоид составляют основную долю абберантных семян сосны обыкновенной, образующихся спонтанно в потомстве диплоидов [41].

Аналогичное явление наблюдалось несколько раньше в связи с воздействием на генетический аппарат сосны обыкновенной экстремальных условий, которые рассматривались как мутагенный фактор [13]; в качестве экстремальных условий использовался фактор избыточного увлажнения (болото), а в качестве гест-системы — характер мейоза при микроспорогенезе.

Характерным типом нарушений мейоза у сосны на болоте было образование значительного количества нередуцированных микроспор, из которых образовывались гигантские пыльцевые зерна. У последних наблюдались аномалии воздушных мешков, которых могло быть 3, 4 или 1 (вместо нормальных 2).

Подсчет чисел хромосом у семенного потомства показал, что у семян деревьев, произрастающих на болоте, наблюдалось 2—2,5 % полишпоидов, тогда как семена деревьев с суходола были исключительно диплоидами. Наряду с диплоидизацией пыльники наблюдались и другие нарушения в течении мейоза: хромосомные и хроматидные мосты, фрагменты, отставания и выбросы хромосом. Причем если у сосны с суходола среднее число нарушений составляло 7—20 %, то у сосны с болота — 32—45 %. На основании этого сделан вывод, что экстремальные природные условия в какой-то мере аналогичны действию мутагенных факторов [13].

2. МЕЖВИДОВЫЕ И ВНУТРИВИДОВЫЕ ГИБРИДЫ

Спонтанные отдаленные гибриды лесных древесных пород следует рассматривать как представителей редких генотипов, нуждающихся в охране. Кроме того, гибридные популяции представляют большой экономический интерес в связи с их высокой продуктивностью. Например, 35-летние гибридные древостой лиственницы имеют запас 430—600 м³/га и более, а гибридные сосны — до 250—280 м³/га [111]. В сравнении с этим эволюционное значение отдаленных гибридов разными исследователями оценивается неоднозначно.

Существует мнение, что гибридизация не способна обеспечить дивергентное эволюционное развитие, и гибриды всегда занимают в какой-то мере промежуточное положение между родителями (Скворцов, 1982), приводятся и конкретные примеры отсутствия данного механизма в наследственной изменчивости у некоторых таксонов. В частности, А. К. Махнев [111], анализируя популяционно-экологические аспекты

спонтанной гибридизации у древесных растений на примере берез при использовании комплексного метода морфофизиологических маркеров, приходит к следующему выводу. В роде *Betula* естественная гибридизация в обычных условиях не имеет места, так как для каждого из видов названного рода, произрастающих совместно (по 2—4), характерно наличие своей экологической ниши. Наряду с этим их смешению препятствует целый ряд барьеров — репродуктивный, фенотипический и др. Например, у широко распространенных симпатрических видов берез повислой и пушистой существует значительный сдвиг по времени цветения. Однако А. К. Махнев считает, что интрогрессивная гибридизация у ряда древесных пород, в том числе и у берез, распространена очень широко, что подтверждается существованием у них различных морфогенетических отклонений и промежуточных форм, аномалий репродуктивных органов, а в ряде случаев повышением уровня внутривидовой изменчивости. Естественная гибридизация, по его мнению, наблюдается у берез, но только в экстремальных условиях — на северном и верхнем пределах их распространения.

Противоположной точки зрения придерживаются В. Н. Демиденко и В. М. Урусов [111], которые считают, что в природе могут существовать морфологически устоявшиеся гибриды плейстоценового возраста. Эти гибриды не имеют признаков расщепления и представляют собой отселектированный в конкретных условиях материал. К ним авторы относят популяции гибридов сосен густоцветковой и Тунберга (юг Приморья), дубов зубчатого и монгольского, гибридные популяции дуба на Сахалине и Кунашире, окраинных рас сосны китайской и ольхи красильной в Приморье, возможно, лиственницы приморской, ели аянской (= Комарова) и некоторых среднеазиатских можжевельников (например, шугнанского).

МЕЖВИДОВЫЕ ГИБРИДЫ И ГИБРИДНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ. Примеров отдаленных спонтанных гибридов и гибридных популяций лесных древесных пород много, но мы остановимся только на некоторых из них с целью демонстрации этой категории изменчивости генетического материала и становления новых форм и даже видов.

Существует большое число естественных гибридов в пределах родов *Pinus*, *Larix*, *Picea*, *Abies*, *Betula*, *Populus*, *Eucalyptus* и др. Отмечена интенсивная изменчивость гибридных популяций при естественной гибридизации, а нередко образуются и гетерозисные формы — в этом случае имеет место не только быстрый рост, но и другие ценные свойства (устойчивость к неблагоприятным воздействиям среды и болезням, обильное плодоношение, высокая смолопродуктивность, декоративность и т. д.).

В роде *Quercus* выявлено 108 спонтанных межвидовых гибридов (Пятницкий, 1960), первые экземпляры которых были обнаружены еще в XVIII в., а в настоящее время многие из них сохранились лишь в виде единичных экземпляров, культивируемых в парках и ботани-

ческих садах. В Сибири и на Дальнем Востоке найдены многие гибриды сосен, тополей, лиственниц, ясеней и других пород. По мнению В. Н. Демиденко и В. М. Урусова, спонтанная гибридизация индуцируется глобальными изменениями климата любого направления и способствует формированию новых устойчивых организмов [111]. Некоторые предположительно "чистые" виды оказываются естественными гибридами, что требует проведения дополнительных исследований.

Среди гетерозисных межвидовых гибридов лесных древесных пород есть гибриды ольхи черной и серой [*Alnus incana* (L.) Moench], некоторых дубов, лиственниц и др.

Известны факты влияния на интенсивность спонтанной гибридизации древесных пород климатических факторов, в частности условий севера в верхних пределах распространения белых берез, на их спонтанную гибридизацию. В таких условиях встречается три типа гибридных берез (Махнев, 1983): древовидный, близкий к березе пушистой, кустистый — к кустарниковой карликовой березе и промежуточный. Гибридный характер указанных форм не только подтверждается наличием ряда морфогенетических отклонений и аномалий, но и очень низкой их семенной продуктивностью, большим количеством (95—100%) партенокарпических плодов, наличием вегетативного размножения.

Процесс естественной гибридизации в данной ситуации — это своеобразное приспособление, направленное на выживание древовидных форм берез. Важным с точки зрения популяционной экологии является также то, что гибридизация осуществляется между видами разных секций: *Betula pana* L. и *B. pubescens* subsp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyrm. (= *B. tortuosa*). Причем для популяций первого вида эти условия соответствуют оптимальным, а для другого вида — экстремальным.

ИНТРОГРЕССИВНЫЕ ГИБРИДЫ. Интрогрессивная гибридизация лесных древесных пород — распространенное явление между близкородственными симпатрическими видами и действенный фактор их микроэволюции. Для ее осуществления необходимо сочетание трех условий: перекрывание ареалов, одновременность цветения и отсутствие генетических барьеров скрещиваемости (Старова, 1985). В интрогрессивной гибридизации могут участвовать и более двух видов, а само явление в ряде случаев сопровождается гетерозисным эффектом.

В качестве обзорных отечественных работ по интрогрессивной гибридизации лесных древесных пород можно назвать публикации Л. И. Милютина, Л. Ф. Правдина, В. Н. Демиденко и В. М. Урусова, Н. В. Старовой и др. [67, 74, 85, 93, 111].

В роде *Picea* интрогрессивные гибриды известны у елей канадской и Энгельманна (*P. engelmannii* Engelm.), канадской, Энгельманна и колючей (*P. pungens* Engelm.), европейской и сибирской и др. [8, 85].

Выше были представлены данные по морфологии и кариотипам гибридных популяций елей европейской и сибирской. Эти так называемые переходные популяции с постоянно меняющимися признаками от запада

к востоку расположены в широкой зоне контакта ели европейской и ели сибирской [74, 85] и являются продуктом интрогрессивной гибридизации между названными видами. Кариотипы переходных популяций характеризуются двумя и более вершинными кривыми показателя индекса спирализации хромосом (см. рис. 3), что, в свою очередь, тоже может служить подтверждением их гибридного происхождения в результате интрогрессии.

Есть также данные, свидетельствующие о том, что гибриды елей европейской и сибирской в СССР расположены на территории 23 млн. км². Они представляют большую хозяйственную ценность, так как обладают высокой продуктивностью (Коропачинский, Милютин, 1973).

В роде *Larix* интрогрессивная гибридизация обнаружена между видами лиственниц Гмелина [*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.] и Чекановского (*L. czekanowskii* Szaf.), приморской (*L. maritima* Sukacz. (= *L. amurensis* Kolesn.) и камчатской, или курильской [*L. kamschatica* (Rupr.) Carr. (= *L. kurilensis* Mayr)] и др.

Лиственница Чекановского является естественным гибридом между лиственницами сибирской (*L. sibirica* Ledeb.) и Гмелина. Интрогрессивную гибридизацию лиственниц сибирской и Гмелина изучали И. Ю. Коропачинский, Л. И. Милютин и др. Зона интрогрессии этих видов лиственниц занимает 960 тыс. км². В пределах популяций лиственницы Чекановского были выявлены гетерозисные формы, которые превосходили родительские виды по высоте на 10, по диаметру на 10—20 и по объему на 25—30 % [67]. При этом отдельные деревья гетерозисных форм отличались особой быстротой роста.

Предполагается, что и лиственница охотская представляет собой гибрид лиственницы Гмелина и курильской.

У многих видов сосны на территории СССР ареалы перекрываются, а в некоторых случаях совпадают и сроки цветения, однако интрогрессивная гибридизация у них почти не происходит. Предполагается, что у сосны, по-видимому, развиты механизмы репродуктивной изоляции [6, 93].

В роде *Betula* интрогрессивная гибридизация известна у берез повислой и мелколистной (*B. microphylla* Bunge) в Тувинской АССР, на Алтае и в Саянах [47]. Гибридная зона между названными видами по площади значительно больше таковой у типичной березы мелколистной.

В Дагестанской АССР предполагается интрогрессивная гибридизация в районе контактов ареалов берез повислой и Литвинова (*B. litwinowii* Doluch.) [58].

Описаны гибриды березы шерстистой, или каменной [*B. lanata* (Regel.) V. Vassil], и березы повислой, сочетающие свойства древесины первого и быстрый рост второго видов [123]. Площадь гибридной зоны названных берез значительно больше, чем площадь "чистого" вида березы шерстистой [48].

В местах совмещения ареалов гибридируют березы овальнолистная (*B. ovalifolia* Rupr.) и Гмелина.

Имеются сведения о гибридах черной и серой ольхи [70, 78]. Представляют интерес для селекции гибриды ольхи пушистой [*A. hirsuta* (Sprach) Turcz. ex Rupr.] с реликтовой ольхой японской.

Продуктом интрогрессивной гибридизации являются некоторые из описанных выше отдаленных гибридов рода *Quercus*, например *Q. robur* L. x *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl., *Q. cerris* L. x *Q. suber* L. и др. [93]. Отмечена интрогрессия и у липы [67].

В родах *Populus* и *Salix* интрогрессивная гибридизация рассматривается как фактор видообразования [130]. Однако в пределах нашей страны она пока не изучена, хотя ареалы многих видов названных родов совпадают.

Районами наибольшего распространения процессов интрогрессивной гибридизации некоторые исследователи считают Сибирь и Дальний Восток [67, 111]. В частности, В. Н. Демиденко и В. М. Урусов сообщают о наличии в указанных регионах крупных зон интрогрессии и смешанных популяций древесных пород [111]. Такие популяции образуют гибриды лиственниц сибирской и Гмелина, Гмелина и Каяндера, камчатской и Гмелина, Гмелина и ольгинской на севере Азии. Известны гибридные популяции берез ребристой и шерстистой (в верхнем поясе гор юга Приморья и особенно в районе Среднего Сихотэ-Алиня), шерстистой, с одной стороны, Шмидта и даурской, с другой, а также даурской и овальнолистной, Тауша и Максимовича, Эрмана и тощей, ясеней носоватого (*Fraxinus rhynchophylla* Hance) и маньчжурского (север Среднего Сихотэ-Алиня).

С точки зрения хозяйственного использования гибриды берез ребристой и шерстистой, шерстистой и Шмидта, Тауша и Максимовича, растут почти так же быстро, как и самые высокорослые из родителей, но мало требовательны к теплу и влаге, обладают большим набором форм, в том числе и гетерозисных.

Выше мы указывали на видообразовательные возможности интрогрессивной гибридизации. Примером этого могут служить ель финская, являющаяся интрогрессивным гибридом елей европейской и сибирской, лиственница Чекановского и др.

Кариотип интрогрессивных гибридов. Представления об эволюционной роли интрогрессивных гибридов древесных пород разноречивы, дискутируется вопрос о том, имеют ли эти гибриды видо- или расообразовательное (популяционно-образовательное) значение. Для решения этого вопроса некоторыми исследователями был осуществлен сравнительный кариотипический анализ исходных видов и их гибридов.

В гл. I было показано, что кариотипы интрогрессивных карельской (ель финская) и пермской популяций *Picea abies* x *P. obovata* (см. рис. 2) с преобладанием признаков ели сибирской в большей степени

похожи на кариотип одного из родителей — ель сибирскую, чем на кариотип второго родителя — ель европейскую. В кариотипах как гибридных популяций, так и ели сибирской I — VIII пары хромосом представляют собой гомеоморфные группы, а индивидуальными хромосомами являются пары IX и XII (ель финская) или XI и XII (пермская гибридная популяция и ель сибирская). В сравнении с этим кариотип ели европейской резко отличается от вышеуказанных кариотипов по морфологии, характеру идентификации хромосом и др.

Изучением ели финской и родительских видов методом сравнения изоэнзимных (изоферментных) спектров эстераз установлены меньшие, наоборот, различия по данному показателю между популяциями гибрида и ели европейской, чем ели сибирской [82]. Вообще же гибридные популяции *Picea abies* × *P. obovata* в западной части ареала по своему фенотипу более похожи на ель европейскую, а в восточной части — на ель сибирскую [85].

Результаты изучения кариотипических особенностей лиственницы Чекановского в сравнении с ее родительскими видами показали, что родительские виды (лиственницы сибирская и Гмелина) имеют близкие по величине и морфологии хромосомы: 6 хромосом гаплоидного набора изобрахияльные (метацентрические) и 6 — гетеробрахияльные (субметацентрические) [51]. Отличительным признаком кариотипов названных видов является сравнительно частая встречаемость вторичной перетяжки у одной из наиболее крупных хромосом гетеробрахияльной группы у лиственницы Гмелина, что характерно и для гибридов с преобладанием признаков названного вида (табл. 8). Гибриды с равным сочетанием по данному показателю признаков родителей занимали промежуточное положение.

8. Встречаемость вторичной перетяжки в группе гетеробрахияльных хромосом у лиственницы Чекановского (по Круклис, 1974)

Степень гибридности	Количество гетеробрахияльных хромосом		Отношение количества хромосом со вторичной перетяжкой к общему количеству хромосом
	со вторичной перетяжкой	общее	

С преобладанием признаков лиственницы Гмелина	159	2462	1 : 15
С равным сочетанием признаков лиственниц сибирской и Гмелина	75	1742	1 : 23
С преобладанием признаков лиственницы сибирской	69	2374	1 : 34

На основании этих данных был сделан вывод, что для одних особей лиственницы Чекановского характерен кариотип лиственницы сибирской, а для других — лиственницы Гмелина.

ВНУТРИВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ. Внутривидовая естественная гибридизация лесных древесных пород является одной из основ микроэволюции и практической селекции.

Перекрестное опыление у древесных пород приводит к скрещиванию между внутривидовыми формами и при благоприятных условиях — к формированию высокопродуктивных насаждений и деревьев [67]. По мнению Л. Ф. Правдина, особи, составляющие популяцию, свободно скрещиваются между собой, что обеспечивает перекомбинацию генов и сильную изменчивость внутри вида [74]. В этом кроется одна из причин, которая обуславливает видовой полиморфизм. Того же мнения придерживается и Г. П. Морозов, считающий, что основную массу генетической дифференциации в популяциях дает комбинативная изменчивость, которая, не создавая новых аллелей и не меняя групп сцепления, обуславливает образование огромного числа новых, неповторимых генотипов [74].

При комбинациях изменяются аллельные и генные взаимодействия, что может привести к возникновению внутривидового гетерозиса в виде формирования плюсовых деревьев, имеющих большое значение в лесной селекции и лесном семеноведении. Мы остановимся лишь на некоторых проявлениях внутривидовой комбинативной изменчивости.

В результате расщепления в потомстве комбинативная изменчивость может привести к возникновению уникальных генотипов, которые, как и плюсовые деревья, надлежит не только изучать и использовать, но и охранять. Примером этого могут быть чернокорые особи березы повислой, выявленные А. М. Данченко и В. А. Бударагиным в различных регионах Казахской ССР [28]. В частности, обнаруженные в культурах Булаевского и Соколовского лесхозов (Северо-Казахстанская обл.) две чернокорые особи березы повислой в возрасте 16—20 лет не отличались по росту в высоту и общему габитусу от нормальных деревьев этого вида.

В Узункульском лесхозе Кустанайской обл. также была найдена чернокорая береза семенного происхождения в возрасте 30 лет и еще одна такая же береза в возрасте 70—80 лет. В той же области, но в Семиозерском лесхозе обнаружена чернокорая береза порослевого происхождения; еще два темнокорых дерева этого же вида произрастали на территории Бармашинского опытного лесхоза (Кокчетавская обл.).

В отношении происхождения чернокорой формы высказана следующая гипотеза. В популяциях березы повислой с преобладанием белокорых особей относительно часто и повсеместно наблюдаются типичные гибридные деревья с промежуточной окраской коры. По-видимому, белая окраска коры березы — признак количественный и контролируется полимерными генами с эффектом полного доминирования, в том

числе и в гетерозиготном состоянии. Чернокорую же форму можно рассматривать как результат фенотипического проявления в результате расщепления гибридного потомства гомозиготы, у которой аллели черной окраски являются рецессивными. Последнее подтверждается и крайне редкой встречаемостью этой формы.

* * *

Сочетание полиплоидии с мутационной изменчивостью в настоящее время ни у кого не вызывает сомнений. В то же время интересно отметить, что первооткрывателем этого явления был Г. Д. Карпеченко, который впервые показал возможность возникновения под влиянием колхицина не только клеток с удвоенным числом хромосом, но и ряда хромосомных aberrаций вплоть до фрагментаций и разрыва по центромерам [55].

Противоречивость представлений о частоте проявления (не возникновения) спонтанных мутаций объясняется многими причинами. Одна из них — наличие или отсутствие самоопыления в популяциях. Так, Эйхе (Eiche, 1955), исследовавший спонтанные хлорофильные мутации у сосны обыкновенной, обратил внимание на их довольно большую частоту. По мнению Н. А. Картеля и Е. Д. Манцевича, это указывало на частые случаи самоопыления или близкородственного разведения у отдельных деревьев исследованных насаждений, при которых происходит гомозиготация данных мутаций. В случае же перекрестного опыления (наличие чужой пыльцы) различного рода мутации, в том числе и хлорофильные, будут проявляться реже из-за их гетерозиготного состояния.

Выше указывалось на наличие параллельной мутационной изменчивости и у лесных древесных растений. Примером этого может служить ложкообразная форма (мутация) дуба Гартвиса, выявленная на Северном Кавказе [54], и дуба черешчатого в районе Одессы. В последнем случае эта форма была описана В. Н. Андреевым как *Quercus robur cuscollata* С. К. С. У дуба скального такая же форма обнаружена на Северном Кавказе (Семенов, 1970). Следовательно, ложкообразный тип мутации можно рассматривать как проявление параллельной мутационной изменчивости, встречающейся у ряда видов дуба (черешчатого, скального и Гартвиса) в разных регионах (Северный Кавказ, Украинская ССР). На основании закона гомологических рядов можно также прогнозировать появление определенных спонтанных мутаций, что важно для сохранения генофонда любого вида, т. е. всей совокупности его генотипов.

Методика изучения естественного мутационного процесса по показателю электрофоретической подвижности ферментов с известным ге-

нетическим контролем, разработанная В. А. Духаревым и Л. Ф. Правдиным [34], может быть использована для наблюдения (мониторинга) за генетическими изменениями деревьев и насаждений под влиянием антропогенных факторов. Данная работа имеет, по нашему мнению, большое научное значение в связи с тем, что в ней показана реализация не всех спонтанно возникающих мутационных событий, а примерно одной трети. Кроме того, на основании полученных данных был сделан вывод, что естественный отбор по мутантным формам имеет место уже на ранних стадиях онтогенеза. Отсюда становится понятной незначительная частота появления (вернее обнаружения) спонтанных мутаций у лесных древесных растений.

А. К. Буториной и др. [15] получены интересные цитологические данные спонтанной диплоидизации сосны на гаметическом уровне, а также дано теоретическое обоснование этого явления, в том числе и в экстремальных условиях [13, 147, 160]. Однако, по нашему мнению, ни полиплоидия, ни тем более миксоплоидия не будут иметь практического значения в селекции хвойных на тот или другой признак, что подтверждается результатами многих исследований [10, 25 и др.]. Для уточнения этого имело бы смысл посмотреть хромосомные наборы меристематических тканей взрослых высокосмолопродуктивных особей, поскольку молодые поли- и миксоплоидные сеянцы в данном случае не характерны, так как вскоре они погибают.

Механизм "параллельные веретена" нов и оригинален, но существует еще целый ряд цитогенетических механизмов, определяющих возможности образования нередуцированных гамет. К ним относятся асинхронность кардио- и цитокинеза во втором мейотическом делении, блокада веретена, совмещение телофатических ядер и др. К этому следует добавить, что образование диплоидных (и вообще разнохромосомных) гамет свойственно многим древесным породам [109 и др.] и рассматривается как результат воздействия на них ряда природных факторов (высокие и низкие температуры, естественная радиация и др.). Тем не менее доказательства генного контроля этого явления бесспорно интересны.

К числу хромосомных мутаций относятся также кариотипы с кольцевыми и добавочными хромосомами. Отсюда возникает необходимость еще раз проанализировать значение В-хромосом, а также вторичных перетяжек в адаптации растений, в том числе и применительно к экстремальным условиям.

Накопление гетерохроматина в кариотипах в процессе их эволюции связано с развитием системы генов, имеющих значение в реализации количественных признаков, которые играют большую роль в жизнедеятельности лесных пород. Известно, что гетерохроматиновая система обуславливает также адаптивные возможности. Одной из форм реализации этой системы является появление в кариотипах В-хромосом, которые не

так уж редки у древесных пород [25, 154]. Кроме того, гетерохроматин-
новые блоки концентрируются в районах центромеры, ядрышкового
организатора и в других участках хромосом [71 и др.].

В гл. I указывалось на связь ядрышкового организатора с вторич-
ными перетяжками хромосом и на адаптивную роль этих перетяжек.
Исследованиями установлено, что в кариотипе сеянцев сосны обыкно-
венной, растущей на болоте, хромосомы со вторичными перетяжками
встречались чаще, чем у сеянцев с суходола [13, 76]. Это отражает бо-
лее высокую активность рибосомальных цистронов, локализованных в
районах вторичных перетяжек у сосны с болота, и соответственно опре-
деляет адаптивные возможности растений в экстремальных условиях,
а также в условиях других форм экологических и антропогенных воз-
действий.

В связи с тем что в настоящее время вид рассматривается как сооб-
щество реально существующих популяций, имеющее в природе соб-
ственную область распространения (ареал), изучение и сохранение ви-
дов должны осуществляться в совокупности всех внутривидовых струк-
тур, в том числе с учетом наличия гибридных популяций. Особенно это
относится к редким и находящимся под угрозой исчезновения видам.
В случае занесения таких видов в Красные книги союзного или респуб-
ликанского значения, а также в региональные списки следует предста-
влять сведения о наличии у них гибридных популяций или спонтанных
мутаций и тем более сведения о возможном гибридном происхождении
этих видов. Это необходимо потому, что при описании и зарисовке вида
по литературным или гербарным материалам в последних может ока-
заться гибридный экземпляр (или экземпляры) с нехарактерным фено-
типом. Наряду с этим при разработке способов сохранения генетической
чистоты вида должна быть известна его способность к спонтанной гибри-
дизации с другими, особенно с родственными видами, что следует учиты-
вать при заповедании, выделении генетических резерватов и других
охраняемых мероприятиях.

В числе примеров, которые мы приводили, фигурировали отдален-
ные и интрогрессивные гибриды, компонентами которых являются дуб
зубчатый, сосна густоцветковая, березы Максимовича и Шмидта, лист-
венница ольгинская и др. Эти виды занесены в Красную книгу СССР,
но пока без указания тех сведений, о которых говорилось выше. Иск-
лючение составляет лиственница ольгинская (*Larix olgensis* A. Henry),
в отношении которой указано, что некоторые изолированные от основ-
ного ареала ее местонахождения на Дальнем Востоке представляют со-
бой гибридные формы *L. gmelinii* × *L. kamtschatica* (= *L. maritima*),
но без признаков влияния *L. olgensis*.

При оценке роли интрогрессивной гибридизации в эволюции лес-
ных деревьев важны сравнительный кариотипический, изоферментный
и другие дополнительные анализы гибридных и родительских форм.

Установлено, например, что межвидовой гибрид лиственница Чекановского не имеет своего постоянного кариотипа: кариотип одних экземпляров подобен кариотипу одного родителя, а других — кариотипу другого родителя [51]. То же относится и ко второму гибриднему виду — ели финской. Очевидно, подобная ситуация может иметь место и в других случаях интрогрессивного происхождения гибридов. Таким образом, можно считать, что интрогрессия является важным фактором в эволюции популяций.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ГАПЛО- И ПОЛИПЛОИДИЯ, ИНДУЦИРОВАННЫЙ МУТАГЕНЕЗ И ИСКУССТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

С помощью методов экспериментальной гапло- и полипloidии, индуцированного мутагенеза и искусственной гибридизации представляется возможным воспроизводить в эксперименте и таким образом сохранять в культуре некоторые уникальные виды и формы лесных древесных пород, обнаруженные в природных условиях и на плантациях. Использование вышеназванных методов экспериментальной генетики имеет также большое значение в лесной селекции, интродукции и лесоразведении.

Экспериментально полученные полипloidы (аутополипloidы) и индуцированные мутации древесных пород кроме их селекционной значимости могут в ряде случаев повторять имеющиеся в природе аналогичные редкие типы наследственных изменений и таким образом способствовать их сохранению. К их числу относятся аутополипloidы сосны обыкновенной, осины, тополей белого, сереющего и бальзамического, ольхи, березы и др.

Исследования по индуцированному мутагенезу ряда древесных пород были начаты в 60-х годах Г. Ф. Приваловым и др.

В связи с тем что спонтанная и экспериментальная полипloidия в ряде случаев сочетается с межвидовой гибридизацией, представляется возможным получать экспериментальным путем и гибридные полипloidы (аллополипloidы). Искусственный синтез (ресинтез) последних позволяет, наряду с целями воспроизведения и соответственно сохранения, расшифровывать происхождение гибридных видов, существующих в природе. Блестящим подтверждением сказанного могут быть классические опыты В. А. Рыбина, осуществившего синтез домашней сливы с использованием в качестве компонентов гибридизации ее предполагаемых родителей — 32-хромосомного терна и 16-хромосомной алычи. Среди растений гибридной популяции был обнаружен сеянец с удвоенным набором хромосом ($2n = 4x = 48$), который был не только морфологически идентичен культурной сливе, но и завязывал семена.

В опытах Гериберта Нильссона по скрещиванию *Salix viminalis* ($2n = 38$) и *S. carrea* ($2n = 38$) были получены в F_2 тетрапloidные растения с $2n = 76$, которые имели большое сходство с уже известным видом *S. laurina* ($2n = 76$). На основании этого было сделано предположение, что последний является естественно возникшим амфидипloidом.

Сами по себе искусственные гибриды древесных пород и соответственно метод их гибридизации следует рассматривать как один из перспективных способов решения вопроса о повышении продуктивности лесов [111 и др.].

Еще Пето (Peto, 1938), указывая на естественные гибриды тополей белого и крупнозубчатого (*Populus grandidentata* Michx.), отмечал их быстрый рост и высокое качество древесины, что свидетельствует о возможности получать при искусственном скрещивании быстро растущие и устойчивые к болезням формы, ценные для бумажной промышленности. Улучшить эти гибриды можно путем получения у них полиплоидов.

1. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ГАПЛОИДИЯ

В книге Ю. П. Лаптева "Гетероплоидия в селекции растений" [52] приводятся данные использования в селекционной работе экспериментальных и естественных полиплоидов, анеуплоидов и гаплоидов, а также методы получения гаплоидов у травянистых растений. При этом под гетероплоидией подразумеваются любые отклонения числа хромосом от нормального (диплоидного) набора.

Материалы исследований по получению гаплоидов у древесных пород обобщены в ряде публикаций (Illies, 1964; Pohlheim, 1968; Stettler a. Wawa, 1971, и др.) и наиболее полно в обзоре "Гаплоидные формы высших растений. Успехи и перспективы" [143].

В качестве перспективных методов индуцирования гаплоидов, которые могут быть применены и к древесным растениям, считаются методы, основанные на использовании изолированных культур тканей и клеток. Эти культуры могут быть источником для регенерации гаплоидных и анеуплоидных растений, а также гомозиготных диплоидов и полиплоидов.

ПОЛУЧЕНИЕ ГАПЛОИДОВ С ПОМОЩЬЮ КУЛЬТУРЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН. При благоприятных условиях можно добиться того, что большое число сегментов пыльцевого зерна будет развиваться до стадии эмбриона, из которого образуются жизнеспособные проростки гаплоидной и другой природы. Данную работу проводят в стерильных условиях. В качестве культуральной среды используют агаризованную среду, содержащую сахарозу, аминокислоты, гормоны, минеральные вещества, экстракты пыльников. Важными факторами среды, гарантирующими успех, являются оптимальные температура и освещенность (последнее необходимо для образования хлорофилла). Не менее важным условием считают стадию развития пыльников, которая определяется экспериментально.

Г. П. Бутовой были исследованы каллусные культуры клеток, полученные из пыльцевых зерен тополя бальзамического и гаплоидного эндосперма сосны обыкновенной и выращенные на среде с полиплоидизирующим агентом — 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислотой [110]. В результате цитологического анализа меристем стеблевых почек, образовавшихся из каллусных культур пыльцы 1–2-го пассажей, была подтверждена их гаплоидная и анеуплоидная природа. Побег, развившиеся

из таких почек, отличались морфологическим разнообразием и незначительной жизнеспособностью, что характерно для гаплоидов. В сравнении с этим побеги из культур 5-го и 8-го пассажей были более жизнеспособными и хорошо укоренялись. Предполагается, что они относились к гомозиготным диплоидам.

ПОЛУЧЕНИЕ ГАПЛОИДОВ С ПОМОЩЬЮ КУЛЬТУРЫ НЕОПЛОДОТВОРЕННЫХ ЯЙЦЕКЛЕТОК. Этот способ подобен предыдущему. Кроме того, при этом способе в ряде случаев удается стимулировать развитие яйцеклетки партеногенетическим путем в результате ее опыления пыльцой, инактивированной высокой температурой, рентгеновскими лучами, толудиновым синим и др. Данный способ был проверен на ряде сельскохозяйственных растений с эффектом гаплоидизации, равным 3% [95].

2. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПОЛИПЛОИДИЯ

Полиплоидия в опыте воспроизводится различными методами. В эксперименте С. С. Пятницкого (Пятницкий, 1936) полиплоиды предпологалось получить в виде адвентивных побегов из каллуса обезвершиненных растений. В качестве объектов были использованы следующие древесные породы: катальпа прекрасная (= западная) [*Catalpa speciosa* (Warder ex Barney) Warder ex Engelm.] (= *Catalpa speciosa* Ward.), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), шелковица белая (*Morus alba* L.) и тополь бальзамический (*Populus balsamifera* L.). В большинстве случаев получено каллусообразование на верхнем срезе побегов. Выросшие из каллуса новые адвентивные побеги отделялись от материнского растения и укоренялись. К сожалению, о дальнейших исследованиях автора в этом направлении ничего не известно.

К настоящему времени все разнообразие методов экспериментального получения полиплоидов у древесных пород можно ориентировочно разделить на две группы: методы, основанные на гибридизации, и методы воздействия на различные органы и стадии развития растений химическими и физическими полиплоидогенными веществами, среди которых наибольшее значение имеет алкалоид колхицин.

Основой метода скрещиваний является то, что в ходе мейоза спонтанных триплоидов и других полиплоидов имеют место различные нарушения процесса разъединения хромосом (образование унивалентов и тривалентов, отставание хромосом в анафазе первого и второго делений, слияние несестринских групп хромосом во второй анафазе и др.), в результате чего возникают не только гаметы с нередуцированным числом хромосом, но и гаметы с числами хромосом, колеблющимися от гаплоидного до триплоидного и даже пентаплоидного наборов [15, 109 и др.]. Вследствие этого в семенном потомстве спонтанных триплоидов при их скрещивании с диплоидами могут образовываться различные анеуплоиды, а также тетраплоиды. Последние у лиственных древесных по-

род в случае их гибридизации с диплоидами используются для получения высокопродуктивного триплоидного потомства.

Следует сказать, что некоторые мощно развитые, но диплоидные растения могут также образовывать в потомстве три- и тетраплоиды (Eklundh-Ehrenberg, 1966). Причина данного явления и в этом случае заключается в нарушениях мейоза (хромосомы плохо конъюгируют друг с другом), при которых формируются гаметы с диплоидным набором хромосом, а после оплодотворения — полиплоидные организмы.

Полиплоидогенные вещества, которыми обрабатывают семена, проростки, точки роста, черенки, цветочные почки и цветки, оказывают определенное действие на митотический аппарат (блокада веретена деления, задержка расхождения сестринских хроматид к противоположным полюсам и др.), вследствие чего число хромосом в клетке удваивается. В связи с этим данные вещества часто называют метаингибиторами.

В ходе исследований по искусственной полиплоидии применялись как гибридизация, так и воздействие полиплоидогенными веществами, поэтому приведенная ниже дифференциация методов экспериментального получения полиплоидов у лесных древесных пород носит чисто условный характер.

ПОЛИПЛОИДЫ, ПОЛУЧЕННЫЕ МЕТОДОМ СКРЕЩИВАНИЙ. При скрещивании триплоидов лиственных древесных пород с диплоидами в потомстве могут образовываться наряду с триплоидами и диплоидами тетраплоиды. Последние, несмотря на то что они менее жизнеспособны (Larsen, 1956), интересны благодаря их способности формировать нередуцированные гаметы. От скрещивания экспериментально полученных или спонтанно возникших тетраплоидов с обычными диплоидными растениями в ряде случаев можно получать большее, чем при скрещивании триплоидов с диплоидами, число особей триплоидного потомства, представляющего интерес для использования в производстве. Кроме того, получение триплоидного потомства представляет собой экспериментальное воссоздание аналогичного генотипа спонтанного происхождения в пределах того или другого вида.

Осина и тополь. При скрещивании шведских исполинских осин с обычными осинами были получены константные по степени пloidности тетраплоидные ($2n = 4x = 76$) индивидуумы, характеризующиеся более медленным развитием и пониженной жизнеспособностью по сравнению с диплоидами ($2n = 2x = 38$), но имеющие более крупные листья (рис. 29) и другие органы (Nilsson-Ehle, 1938; Bergström, 1940; Johansson, 1958).

Обобщая результаты исследований, можно сказать, что в искусственных скрещиваниях комбинаций диплоид $\times$ триплоид и триплоид $\times$ диплоид около 3 % потомков были тетраплоидами. Растений с точным диплоидным числом хромосом было относительно мало, а большая часть гибридов имела анеуплоидные числа, что выражалось в фенотипи-

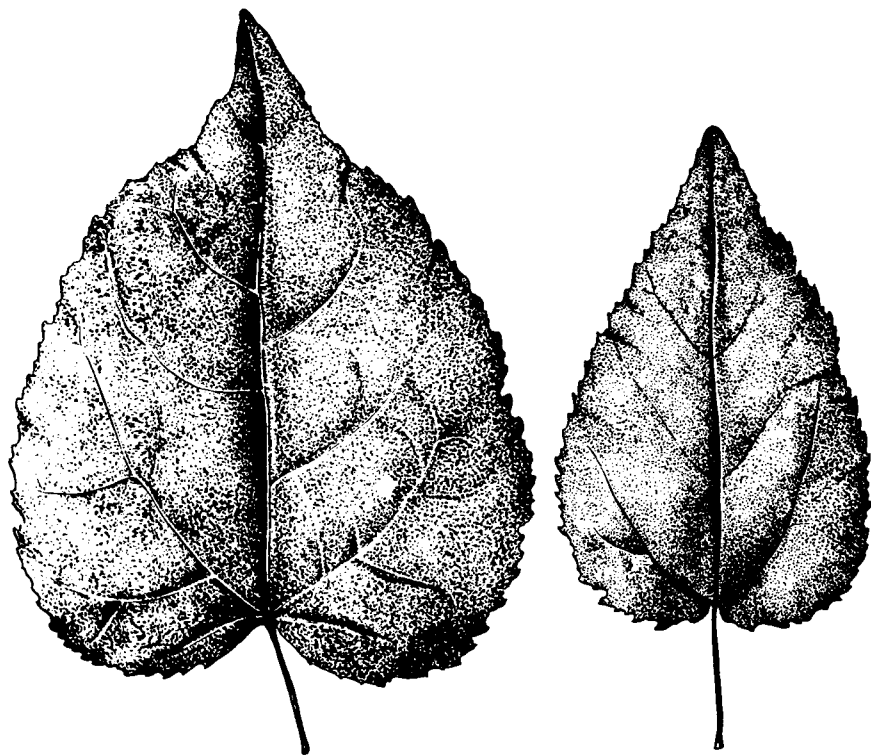


Рис. 29. Листья тетраплоидной (слева) и диплоидной осин (по Bergström, 1940)

ческом разнообразии и разноразмерности этих растений (рис. 30).

Большинство искусственно полученных тетраплоидов представляли собой мужские особи. Цветочные органы у них были хорошо развиты и несколько крупнее обычных. Пыльцевые зерна характеризовались одинаковыми размерами, но превосходили по величине пыльцевые зерна диплоидных и триплоидных растений.

Последующее скрещивание тетраплоидов с диплоидами преследовало цель массового создания триплоидных семян, которых было получено около 30 000. Однако только 46,3 % потомков имели триплоидное число хромосом ($2p = 3x = 57$), у 47,5 % семян хромосом было меньше 57, а у остальных больше. Эти данные указывают на то, что мейоз тетраплоидов тоже был неправильным (Бреславец, 1963).

Нами были скрещены исполинские осины с участием в качестве отца шарьинской формы, а матери — обоянской формы. Анализ этих скрещиваний свидетельствовал о большом разнообразии потомства по морфо-

Рис. 30. Разнообразие потомства, полученного скрещиванием диплоидной и исполинской осин (по Bergström, 1940)



Рис. 31. Морфологическое разнообразие сеянцев, полученных скрещиванием диплоидной осины из Звенигородского р-на Московской обл. (♀) и шарынской формы триплоидной осины (♂), произрастающей на ВДНХ



лого-анатомическим особенностям (рис. 31), что подтверждает результаты исследований, полученных шведскими учеными.

В качестве одного из способов гибридологического получения полиплоидов можно назвать оригинальные методические разработки (Манжос, 1960), объектом которых был тополь бальзамический. Автор фракционировала пыльцу этого тополя, используя прибор С. И. Елинова, принцип работы которого основан на неодинаковой скорости падения пылевых зерен, различающихся по массе. В результате опыления растений тополя бальзамического пыльцой наиболее крупной фракции (предположительно нередуцированной) было получено несколько триплоидных сеянцев с $2n = 57$. Эти сеянцы отличались более быстрым ростом и относительно крупными листьями. Высота триплоидных сеянцев в двухлетнем возрасте была 145–200 см (у растений из других вариантов опыления – 60–80 см), ширина листовой пластинки 9–13, а длина листа 10–15 см (вместо 5 и 7 см соответственно). В итоге был сделан вывод, что предварительное фракционирование пыльцы для скрещивания является более надежным способом получения быстрорастущих полиплоидных форм, чем использование случайно взятой пыльцы.

Исследования по искусственному получению полиплоидов различных видов тополя гибридологическим методом, а также с помощью гибридизации, сочетающейся с индуцированием полиплоидии, проводились в ряде стран [4, 20 и др.].

В последнее время О. С. Машкиной и М. М. Белозеровой были разработаны следующие перспективные направления экспериментального получения полиплоидов в роде *Populus* методом гибридизации [110].

1. Получение мейотических аллотриплоидов путем гибридизации на разнохромосомном уровне. Для этой цели используются спонтанно формирующиеся гаметы с нередуцированным (диплоидным) числом хромосом. Примером может служить аллотриплоидный тополь ЭС38 селекции М. М. Вересина, который продуцировал диплоидные гаметы в количестве 4,21 %.

2. Искусственное получение нередуцированной пыльцы с последующим использованием ее в гибридизации. Данное направление включает и возможность фракционирования крупной диплоидной пыльцы с помощью биофизических методов. Таким способом у тополя белого было получено до 62,5 % диплоидной пыльцы. Использование пыльцы, содержащей 46,04 % диплоидных пылевых зерен, в гибридизации с тем же видом обеспечило образование 20 % цитологически стабильных аутотриплоидов.

3. Получение зиготических тетраплоидов путем полиплоидизации диплоидной зиготы в период ее первого деления. В соответствии с этим способом проводилось скрещивание тополей на диплоидном уровне с последующей обработкой в течение 6–24 ч женских сережек 0,2–0,6 %-ным раствором колхицина через 6–54 ч после опыления. В гиб-

ридном потомстве были получены тетраплоиды, что подтверждено данными цитологического анализа.

Результаты исследований свидетельствуют о возможности получения гибридов тополей различной пloidности, представляющих ценность для гетерозисной селекции, особенно на триплоидном уровне.

Береза. В специальной литературе (Johnsson, 1946; 1974) описаны результаты свободного опыления спонтанных триплоидов березы повислой, обнаруженных в Швеции, а также результаты их внутривидовой гибридизации в комбинациях триплоид $\times$ триплоид и триплоид $\times$ диплоид. В потомстве от указанных скрещиваний преобладали анеуплоиды с $2n = 29-32$, т. е. растения с числами хромосом, близкими к диплоидному набору. Другие группы были представлены растениями с $2n = 33-39, 43-50$ и др. хромосом. В потомстве некоторых комбинаций обнаружены также отдельные особи с $2n = 56$ (тетраплоиды), их отличали большие, толстые и грубозубчатые листья при замедленном росте. Один из этих тетраплоидов был использован для скрещивания с диплоидом в комбинации диплоид $\times$ тетраплоид. В результате завязывалось 43 % семян с зародышами, из которых было получено около 1000 семян. По наблюдениям в течение первого вегетационного периода эти сеянцы хорошо росли, были однородными по внешнему виду, а по числу хромосом ($2n = \pm 42$) относились к триплоидам. На основании полученных данных был сделан вывод о ценности тетраплоидов в лесной селекции.

Ольха. Триплоидная черная ольха получена в потомстве тетраплоидной ольхи, которая, в свою очередь, образована воздействием колхицина (Johnsson, 1950; Gustafsson, 1962). Тетраплоидные деревья вступили в пору плодоношения через 7 лет и при скрещивании внутри себя и с диплоидами сформировали семена нормальной всхожести.

Растения первого поколения от указанных скрещиваний были триплоидами с $2n = 42$ и отличались большой силой роста, производительностью и пр. В первый вегетационный период триплоидные гибриды имели сырую массу на 55 %, а сухую на 47 % больше, чем диплоиды, т. е. образовывали значительно больше сухого вещества. Удельный вес древесины был также выше на 6 %.

В сравнении с этим родительская тетраплоидная ольха отличалась замедленным ростом и к восьми годам имела высоту 4 м (это на 2-3 м ниже высоты диплоидной ольхи).

Гибридные полиплоиды. Выше указывалось, что сочетание в эксперименте эффекта отдаленной гибридизации с полиплоидией (и наоборот) в ряде случаев обеспечивает значительный гетерозисный эффект, особенно на уровне триплоидии. Скрещиванием тетраплоидной осины с диплоидным тополем осинообразным было получено триплоидное потомство, которое росло более интенсивно, чем гибрид названных видов на диплоидном уровне (Johnsson, 1956). В 16 лет диплоидный гибрид имел высоту 15 м, а триплоидный — более 17 м. При этом разница в при-

росте с каждым годом увеличивалась в пользу триплоидного гибрида. Последний, кроме того, характеризовался высокой устойчивостью к осиновой листовертке, к которой очень чувствителен в условиях Европы американский вид осины (тополь осинообразный).

Триплоидное гибридное потомство было образовано в результате скрещивания диплоидной ольхи красной с искусственно полученной тетраплоидной ольхой черной. Это потомство отличалось исключительно интенсивным ростом, по-видимому, за счет совместного действия гетерозиса и полиплоидии (Картель, Манцевич, 1970).

В отношении искусственно полученных триплоидных гибридов хвойных данных очень мало. Исключение составляет лиственница: скрещиванием лиственниц европейской и западной (*Larix occidentalis* Nutt.) был получен гибрид триплоидной структуры, который не уступал по своим размерам и общему состоянию одновозрастным сеянцам родительских видов.

Некоторые исследователи (Kiellander, 1950, и др.) считают, что хвойные породы только в диплоидном состоянии обладают оптимумом физиологических возможностей, другие же (Gustafsson, 1962) полагают, что у хвойных пород так же, как и у лиственных, оптимум развития находится на уровне триплоидии. А. К. Буторина и др. указывают на возможность получения высокосмолопродуктивных и жизнеспособных поли- и миксоплоидных форм у сосны [15].

ПОЛИПЛОИДЫ, ПОЛУЧЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПОЛИПЛОИДОВЫМИ ВЕЩЕСТВАМИ. К полиплоидогенным веществам относятся хлороформ, аценафтен, эфиры, хлоралгидрат, подофиллин и особенно колхицин, выявленный в растениях безвременника осеннего. Полиплоидия может быть также индуцирована различным воздействием на меристему (нагревание, высушивание, действие низких температур и пр.), что препятствует образованию клеточной стенки, но не оказывает влияния на процесс деления хромосом. В результате удвоенные в числе хромосомы попадают вместо двух в одну клетку. Частота такого явления наблюдается более чем у 1 % делящихся клеток.

В сравнении с этим колхицин блокирует веретено деления, в результате чего редуцированные хромосомы не расходятся к полюсам, а остаются в неразделившемся ядре, образуя тетраплоидную или большей степени плоидности клетку. Колхицин влияет на любую активно растущую ткань: на клетки кончика корня, прорастающие пыльцевые зерна, апикальную меристему проростков или растущей почки и т. д.

Применение колхицинового метода с целью экспериментального получения полиплоидов вовлекло в круг исследований и лесные древесные растения, и в первую очередь главные лесообразующие породы.

Экспериментальная полиплоидия хвойных пород. Объектами исследований экспериментальной полиплоидии хвойных стали сосна, ель, лиственница, секвойя, туя и др.

Воздействием водного раствора колхицина на семена ели европей-

ской были получены растения с утолщенной хвоей и слабым ростом, оказавшиеся частично или полностью тетраплоидами (Kiellander, 1950). Такого рода опыты были проведены также с *Pinus sylvestris*, *P. contorta* var. *latifolia* Engelm., *Larix sibirica*. Полиплоидизированные сеянцы перечисленных видов росли медленно, но отклонения от нормы у них по сравнению с полиплоидами ели европейской были менее значительными. Наблюдалось и секториальное химеры (миксоплоидность).

Описана экспериментальная полиплоидия у секвойи гигантской (*Sequoia gigantea* Desne) (Jensen, Levan, 1941), вызванная воздействием колхицина на семена. В этом случае полиплоидные растения росли тоже медленно и в большинстве случаев погибали.

Известны опыты по воздействию колхицина на семена сосны желтой — *Pinus ponderosa* Dougl. (Mirov, Stockwell, 1939), в результате которых получены не только тетраплоидные особи, но и растения с более высокой степенью плоидности ($2n=96$). Тем не менее полиплоидные растения в большинстве случаев оказались деформированными, и многие из них погибли.

Описаны аутополиплоиды ели европейской и лиственницы европейской (Illies, 1952), *Pinus densi-thunbergii*, туи западной (*Thuja occidentalis* L.), кипарисовика туполистного (*Chamaecyparis obtusa* Endl.) (Tischler, 1953) и др.

В нашей стране работы по экспериментальной полиплоидии у хвойных горюд проводили Д. А. Комиссаров и М. В. Комиссарова. В качестве объекта использовалась сосна обыкновенная. Цель исследований — получение с помощью колхицина быстрорастущей полиплоидной сосны. Результаты не оправдали ожиданий: полиплоиды медленно росли и развивались, оказались более требовательными к освещению и др., у них наблюдалось снижение осмотического давления и интенсивности дыхания, но повышались вязкость цитоплазмы и показатели, характеризующие транспирацию.

В единичных случаях экспериментальные полиплоиды хвойных достигают взрослого состояния, например тетраплоидная ($2n=4x=48$) сосна обыкновенная, полученная в Швеции. В момент описания ее возраст достигал 25 лет, но она характеризовалась замедленным ростом и искривленным стволом (Картель, Манцевич, 1970).

Вобщем же как экспериментальные, так и спонтанные полиплоиды хвойных обычно отличаются резким снижением жизнеспособности, угнетенным состоянием, отставанием в росте и другими отрицательными качествами. Даже аутотетраплоиды лиственницы, сначала обладающие рядом положительных качеств, в дальнейшем не оправдали себя. Наблюдения, проведенные за их потомством, полученным от скрещивания с диплоидами, показали, что триплоидные гибриды через несколько лет превратились в миксоплоиды, и их соматические клетки имели разные анеуплоидные числа хромосом (Illies, 1966).

Некоторое исключение составляют исследования японских ученых

(Toyama et al., 1956; Otsuca et al., 1964), которые проанализировали анатомические показатели древесины и хвои у колхиплоидов сосны Тунберга в сравнении с диплоидами в возрасте 14 и 15 лет и 21 года. Поскольку различия сохранились в течение всех лет наблюдений, ученые пришли к выводу о стабильности полученных тетраплоидов.

Разноречивость материалов по данному вопросу свидетельствует о необходимости дальнейших исследований в области экспериментальной полиплоидии хвойных пород. Можно также предположить, что у хвойных пород будут представлять интерес гаплоиды в целях экспериментального создания из них гомозиготных диплоидных и триплоидных линий для дальнейшего промышленного использования (Лаптев, 1972).

Экспериментальная полиплоидия лиственных пород. Работы по экспериментальной полиплоидии проводились с осиной, тополем черным (осокорем), ольхой черной, березами повислой и пушистой и др. В качестве индуцирующего фактора в преобладающем большинстве случаев использовался колхицин.

Характерной особенностью всех аутотетраплоидов перечисленных лиственных пород явилось образование у них крупных листьев и плодов, но в сочетании с замедленным ростом и искривленной формой ствола. Тем не менее некоторые из них, например ольха черная, береза повислая и др., достигшие взрослого состояния и вступившие в пору плодоношения, могут служить положительным примером экспериментально вызванной полиплоидии лесных древесных пород.

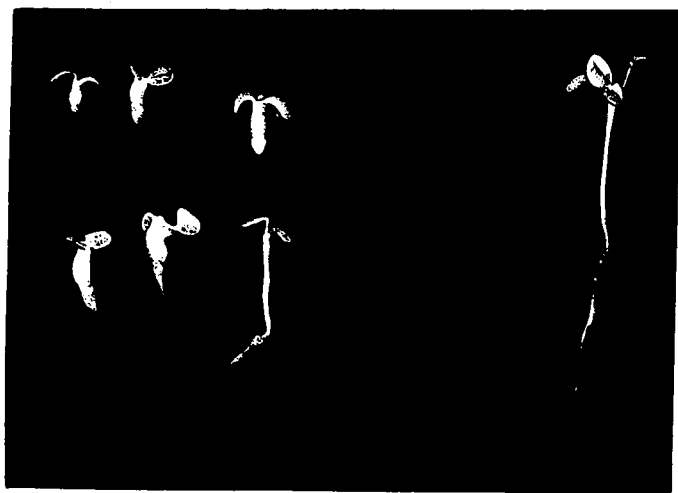


Рис. 32. Эффект от воздействия колхицином на семена осины (концентрация — 0,007–0,03 %); слева — опыт: верхний ряд — проростки заторможены в росте, нижний ряд — корни начали расти; справа контроль

Тетраплоидная береза повислая была получена воздействием 0,2%-ного раствора колхицина. В дальнейшем при свободном опылении (дерево росло в окружении диплоидных мужских особей) образовалось полностью триплоидное потомство, которое не обладало преимуществами в росте по сравнению с контролем — диплоидами [140]. Однако коэффициент разницы показателей интенсивности роста отдельных особей у триплоидного потомства был выше (0,356), чем у диплоидных семей (0,231 и 0,247), что может представлять интерес в селекции.

Характеризуя концентрации колхицина, можно сказать, что для берез повислой и пушистой концентрация в 1% оказалась летальной. Более низкие концентрации (0,001% и выше) обуславливали образование деформированных проростков, сначала с утолщенными семядолями и корнями, а затем с асимметричными листьями, ненормально разделенными на лопасти. Среди проростков березы повислой преобладали миксоплоиды с диплоидными и тетраплоидными клетками. Из 128 C_0 — проростков березы пушистой один был с $2n = 56/112$ и один предполагаемый тетраплоид.

Получен положительный эффект в ранних стадиях развития растений при воздействии колхицином на семена различных древесных пород: осины, тополя бальзамического и бересклета европейского.

В работе с осиной и тополем мы использовали метод проращивания семян в водных растворах колхицина с диапазоном концентраций от 0,007 до 1%. Эффект от воздействия проявлялся параллельно с прорастанием семян и выражался в изменении некоторых морфологических свойств и анатомических показателей по сравнению с контролем (проращивание семян в воде).

Видоизмененные под влиянием колхицина проростки характеризовались утолщениями первичного корешка и гипокотилия (подсемядольного колена), более длинными, интенсивно окрашенными и толстыми семядолями (рис. 32, 33, 34). Кроме того, проростки, а также выросшие из них сеянцы характеризовались торможением роста и замедленностью развития.

Методика предусматривала помещение колхицинированных проростков осины и тополя на 2—3 недели в жидкую питательную среду, чтобы в этой среде они могли достаточно вырасти и окрепнуть. После этого проростки пикировали в посевные ящики, где они и находились до высадки сначала в горшки, а затем уже в грунт.

Из морфологически измененных под влиянием колхицина проростков осины и тополя в первый же год сформировались три категории растений:

растения, резко отличающиеся от контроля своими морфологическими особенностями, что проявлялось в узкой форме листьев, зазубренности и несимметричности листовой пластинки (обычно характерно для анеуплоидов);

растения, отнесенные нами к категории миксоплоидов, состояли из

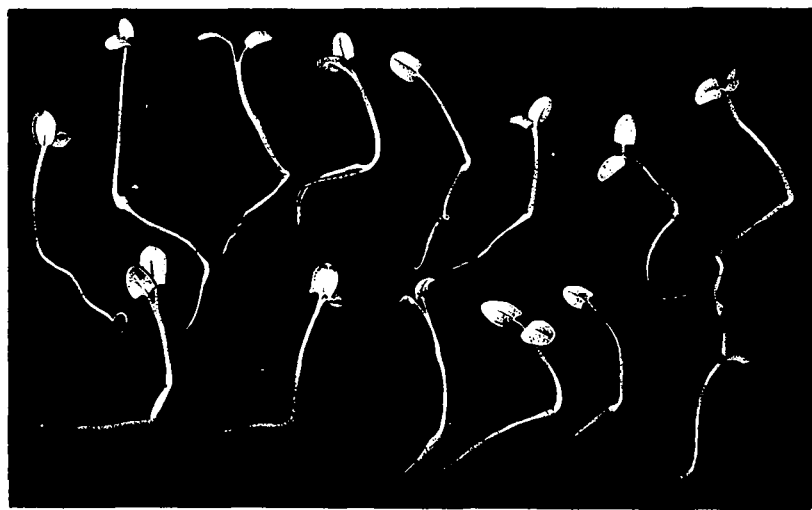
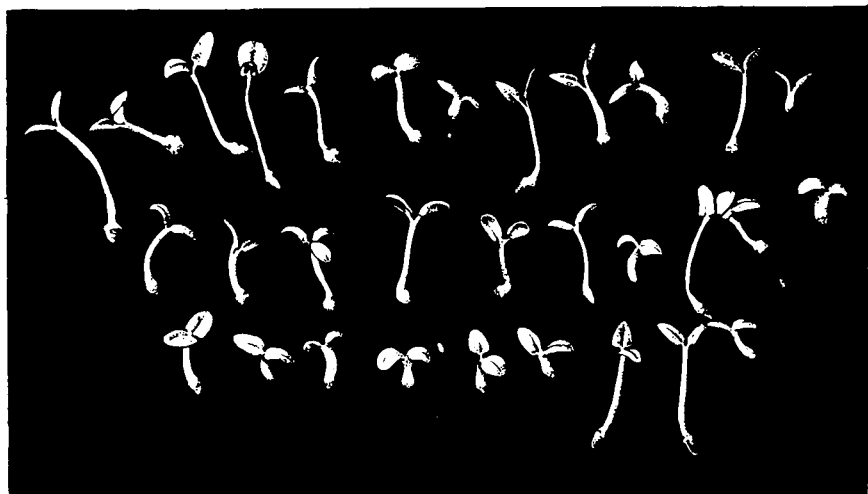


Рис. 33. Массовый эффект от воздействия колхицином (концентрация 0,03 %) на семена тополя бальзамического (вверху) и одновозрастные (12 дней) проростки тополя (контроль)

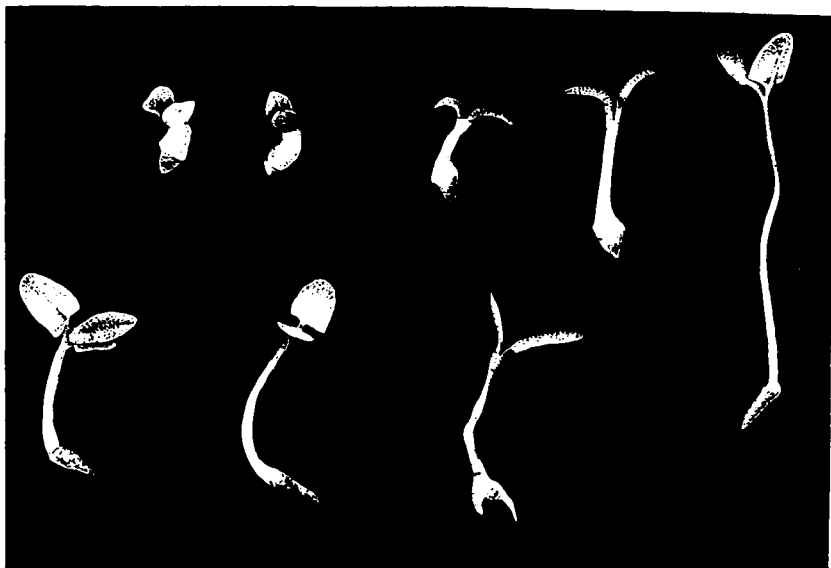


Рис. 34. Эффект от воздействия колхицином (концентрация 0,007 – 0,03 %) на семена тополя бальзамического:

верхний ряд – утолщение гипокотыля (подсемядольного колена), первичного корешка и семядолей: левые три проростка – рост заторможен гнотностью, правые два – рост заторможен только у первичных корешков; нижний ряд – корни начали расти: главный корень (два левых растения), боковые корни (правое растение)

обычных диплоидных и видоизмененных полиплоидных клеток и тканей, что было установлено данными измерения устьиц (рис. 35), клеток эпидермиса листьев и внутренних тканей листа; внешне эти растения аналогичны растениям контроля, но из них путем применения специальных приемов могут быть сформированы константные полиплоиды; растения, не отличающиеся от контрольных по морфологии, величине клеток и др.

Для растений двух первых категорий было характерно укрупнение значительной части клеток. Так, измерение длины замыкающих клеток устьиц у колхицинированных и контрольных осин дало следующие результаты (в мкм):

	$\bar{x} \pm S_x$	$\pm S$	V, %
Сеянцы из колхицинированных семян	$37,3 \pm 0,4$	2,2	6,0
Контроль	$25,2 \pm 0,2$	1,3	5,3

Обрезкой надземной части химерных (миксоплоидных) растений ("посадка на пень") в третий вегетационный период от начала опыта

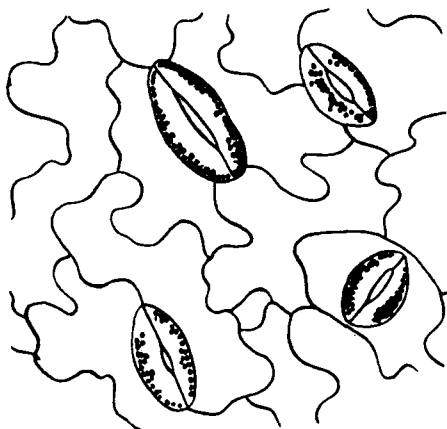


Рис. 35. Устьица нижнего эпидермиса листьев экспериментального миксоплоида осины

Рис. 36. Соматические пластинки диплоидной (слева) и тетраплоидной осин



Рис. 37. Эффект от воздействия колхицином (концентрация — 0,15 %) на семена бересклета европейского: слева (три растения) опыт, справа контроль

были сформированы из покоящихся и, возможно, спящих почек нижней части осевого побега однородные по степени плоидности растения. Эти растения, классифицированные нами как "тетраплоиды", в действительности представляли собой надземную часть тетраплоидной структуры, развившуюся на химерных корнях.

При последующих цитологических исследованиях аутотетраплоидных растений осины были обнаружены отдельные экземпляры, меристематические корешки которых содержали $2n = 4x = 76$ хромосом (рис. 36). Они отличались более крупными по сравнению с контрольными растениями листьями, густо опушенными с нижней стороны, глубокой зазубренностью листовых пластинок (листья обычной осины были гладкими и почти цельнокрайними). Тетраплоидная осина, вопреки существующим представлениям, росла так же интенсивно, как и диплоидные растения.

Применительно к бересклету европейскому был использован метод обработки наклюнувшихся после стратификации семян водным раствором колхицина (0,15% в течение 12 и 24 ч). Эффект обнаруживался в утолщении первичного корешка и подсемядольного колена, искривленности органов, морщинистости семядолей и первой пары настоящих листьев, заторможенности роста (рис. 37). При дальнейшем развитии в течение первого года указанные изменения нивелировались. В начале второго года жизни подопытных сеянцев у них удалялась верхушечная почка с целью стимуляции развития пазушных почек. В результате у некоторых растений образовались морфологически аберрантные миксоплоидные побеги, что было подтверждено наряду с морфологическими показателями результатами анализа устьичного аппарата.

В результате исследований колхиплоидии у шелковицы белой были получены тетраплоиды, а при свободном опылении и гибридизации — триплоиды, гексаплоиды и октоплоиды (Е. П. Раджабли, 1962; С. И. Раджабли, 1966). Для полиплоидов шелковицы характерно отсутствие в ряде случаев подавленности роста, а для триплоидов — хороший рост, крупные листья, побеги, соцветия, соплодия и семена, относительно высокая семенная продуктивность. Большое разнообразие признаков экспериментально полученных тетраплоидов шелковицы белой и других видов шелковицы позволило создать формы с высокими кормовыми качествами листа и другими ценными свойствами.

В последние годы проводились работы по экспериментальному получению полиплоидов и миксоплоидов у эвкалипта (Janaki Ammal, Khosla, 1969), тополей (Щепотьев, Навалихина, 1968; Бакулин, 1973, 1977), дуба (Бурда, 1972), облепихи (Бородина, 1976); караганы древовидной (= желтой акации) и форзиции (Бородина, 1982, 1983) и др. Эксперименты проводились как на отдельных видах, так и на различных гибридных комбинациях, что позволило получать не только ауто-, но и аллополиплоиды.

Виды и гибриды рода *Populus*. При получении новых

форм тополей методом полиплоидии Н. К. Навалихина и Ф. Л. Щепотьев (1966) в качестве исходного материала использовали тополь белый, осину, искусственные гибриды тополя белого с осиной и гибридные формы осины (Веселобоковеньковская и Сукачева) от ее скрещивания с туркестанским тополем и последующего скрещивания с осиной.

Колхицинирование (концентрация колхицина 0,05—0,1 %) производили разными методами: погружением облиственных побегов непосредственно на деревьях в пробирки с раствором колхицина, наложении ваты, смоченной колхицином в ланолине или глицерине, на раскрывающиеся почки укорененных черенков, проращиванием сухих семян в водном растворе колхицина или воздействием им на двухдневные проростки (последний способ оказался наиболее эффективным).

В ряде вариантов для снятия торможения роста корневой системы под действием колхицина семена проращивали в водных растворах гетероауксина и аскорбиновой кислоты. Кроме того, для этой же цели, а также для формирования полиплоидов химерные растения на третьем году жизни "сажали на пень", оставляя только один полиплоидный побег. Такие порослевые побеги в один вегетационный период давали прирост до 2 м.

Признаки полиплоидности у разных видов и гибридов тополя оказались примерно одинаковыми: более темная окраска листа, увеличение ширины листа, а также нарушение правильности его жилкования и асимметрия, крупнозубчатость листовой пластинки и пр.

Аутотетраплоиды ($2n = 4x = 76$) осины на четвертом году жизни достигали высоты 3,5 м (контроль 4,1 м), а тополя белого — 3—5 м.

Амфидиплоид гибрида белого тополя с осиной отличался большой изменчивостью размеров и формы листа. Особенно декоративной была форма с широким зубчатым листом.

Аллополиплоид ($2n = 4x = 76$) гибрида осины Веселобоковеньковской с осиной превосходил по высоте и приросту одновозрастный контроль (диплоидный гибрид) и имел красивую плакучую форму кроны. Гетерозисными свойствами обладали и аллополиплоиды осины Сукачева с осиной (то же число хромосом). Некоторые растения этой группы аллополиплоидов на третьем году жизни превышали контроль на 1,2 м, достигая высоты 6 м, или же выделялись красивой пирамидальной кроной.

На основании анализа характера варьирования показателей величины устьиц был сделан вывод, что деревья C_0 -потомства могут быть истинными полиплоидами.

Были индуцированы химеры тетраплоидного типа у ряда тополей (сереющего, бальзамического, белого, лавролистного, душистого, осокоря), осины и гибридов от контролируемых скрещиваний между собой тополей бальзамического, осокоря, пирамидального, горноалтайского (селекции З. И. Лучник), русского и подмосковного (селекции А. С. Яблокова) [4]. В процессе работы семена частично проращивали, а затем

обрабатывали водным раствором колхицина концентрации 0,1 % в течение 10—24 ч с лучшими результатами в интервале 15—20 ч.

Отбор полиплоидов осуществляли по показателям длины замыкающих клеток устьиц, количеству в них хлоропластов и числу устьиц на единицу листовой поверхности, а также на основе цитологического анализа. В результате было получено 37 миксоплоидов, у которых в течение ряда лет клетки с увеличенным набором хромосом ($2n = 4x = 76$) устойчиво преобладали над диплоидными клетками и которые составляли 4,1 % от 904 выращенных растений. Среди миксоплоидов были осина, тополь лавролистый, гибрид тополя бальзамического с топодем душистым и др., т. е. практически все исследованные комбинации, за исключением осокора и гибридов тополя лавролистного с осокором, у которых химер тетраплоидного типа обнаружено не было.

Экспериментальные тетраплоиды в первый вегетационный период характеризовались замедленным ростом. В последующие годы интенсивность их роста значительно увеличилась, и в 5-летнем возрасте они имели среднюю высоту, равную 73—95 % средней высоты контроля (диплоидные растения соответствующего вида или гибридной семьи). Длина замыкающих клеток устьиц у растений тетраплоидного типа была в 1,3—1,5 раза больше, чем у диплоидов. В ряде случаев встречались гигантские по размерам устьица, которые, вероятно, обладали более высоким уровнем пloidности (порядка $8x$ и более). Представлял интерес еще не описанный в литературе феномен, заключающийся в том, что рядом с каждой замыкающей клеткой гигантских устьиц располагались не 1—2 околоустьичные (побочные) клетки, как это характерно для диплоидных растений, а 3—4. Однако с увеличением возраста экспериментальных полиплоидов число гигантских устьиц уменьшалось. Характерным являлось также увеличение на 44—66 % числа хлоропластов у полиплоидов, тогда как количество устьиц у них на единицу площади листовой пластинки было почти вдвое меньшим.

Было изучено анатомическое строение древесины у экспериментальных полученных тетраплоидов и амфидиплоида тополя в сравнении с аналогичными показателями диплоидных растений (контроль) [5]. Объектами исследований служили 7-летние тетраплоидные и диплоидные растения тополя лавролистного (*Populus laurifolia* Ledeb.), осины и гибрида тополей бальзамического и душистого (*P. suaveolens* Fisch.), у которых изучались различные элементы древесины: сосуды, сердцевинные лучи и волокна либриформа.

Было установлено, что экспериментальные тетраплоиды и амфидиплоид тополя характеризуются более крупными (на 20—32,3 %) сосудистыми элементами древесины по сравнению с диплоидными экземплярами (табл. 9, рис. 38). Однако численность сосудов на 1 мм^2 поперечного среза древесины у них меньше и составляет около 70 % от показателей диплоидных растений.

Клетки сердцевинных лучей экспериментальных растений были

9. Характеристика сосудистых элементов древесины у 7-летних диплоидных и тетраплоидных растений тополя (по Бакулину, 1980)

Наименование показателей	Плоид- ность	Тополь лавролиственный		Осина		Тополь бальзамический × × тополь душистый	
		$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t
Тангентальный диаметр, мкм	2х	$53,9 \pm 1,1$	8,8	$54,0 \pm 1,0$	11,1	$54,2 \pm 1,0$	10,9
	4х	$71,3 \pm 1,3$		$71,3 \pm 1,2$		$71,2 \pm 1,2$	
Радиальный диаметр, мкм	2х	$76,2 \pm 1,8$	7,0	$84,1 \pm 1,5$	7,6	$87,0 \pm 1,5$	7,7
	4х	$95,1 \pm 2,0$		$101,4 \pm 1,7$		$104,4 \pm 1,7$	
Длина членика, мкм	2х	$451,7 \pm 9,3$	12,5	$475,0 \pm 9,6$	11,6	$450,0 \pm 9,1$	11,1
	4х	$616,5 \pm 9,4$		$636,5 \pm 10,1$		$600,3 \pm 10,0$	
Длина клювика, мкм	2х	$41,4 \pm 2,1$	3,6	$41,5 \pm 2,1$	3,9	$42,1 \pm 2,2$	3,6
	4х	$54,2 \pm 2,9$		$54,5 \pm 2,6$		$54,8 \pm 2,7$	
Диаметр межсосудистых пор, мкм	2х	$7,2 \pm 0,1$	10,6	$7,8 \pm 0,1$	6,3	$7,5 \pm 0,1$	7,7
	4х	$8,7 \pm 0,1$		$8,7 \pm 0,1$		$8,6 \pm 0,1$	
Количество сосудов на 1 мм ²	2х	$84,5 \pm 2,6$	7,6	Не опре- делено	Не опре- делено	$84,7 \pm 2,6$	7,6
	4х	$59,6 \pm 2,0$				$59,4 \pm 2,1$	

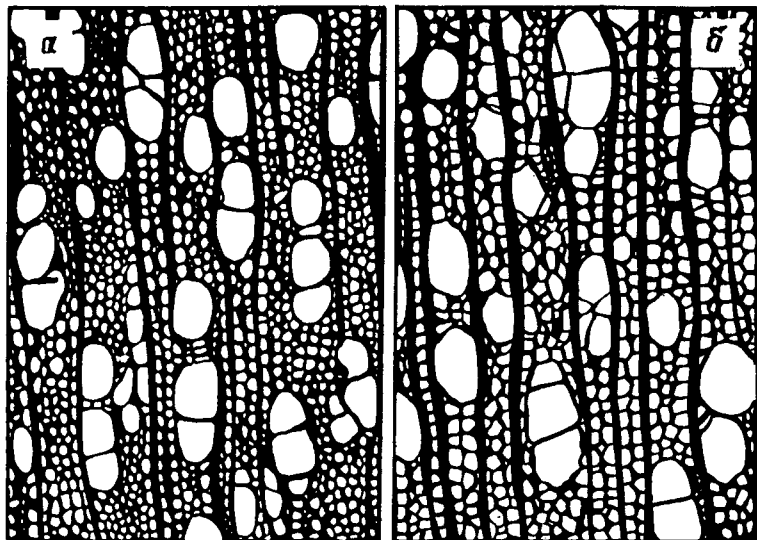


Рис. 38. Поперечный срез древесины тополя лавролистного (по Бакулину, 1980):
 а — диплоид; б — индуцированный тетраплоид

крупнее по длине на 31–37,8% и по высоте на 31,2–35,3%. Число же лучей, встречающихся на 1 мм поперечного среза древесины, больше у диплоидов. Характерным показателем оказались поры на стенках сердцевинных лучей, прилегающих к сосудам. У диплоидов они расположены по высоте клетки луча в 2–3 ряда, а у тетраплоидов в 2–5 рядов (рис. 39).

Различались тетраплоиды и диплоиды и по слойности сердцевинных лучей (число слоев клеток, расположенных вертикально друг над другом), у последних этот показатель был значительно больше (рис. 40). По характеристикам длины, диаметра и ширины стенки волокон либриформа (механических волокон древесины) тетраплоиды и амфидиплоид намного превосходили названные показатели у диплоидных растений (табл. 10), и уже в 7-летнем возрасте длина волокна у них превышала 1 мм.

На основании этих данных можно сделать вывод, что экспериментально полученные тетраплоиды тополя отличаются от диплоидных особей более крупными клетками тканей древесины.

Экспериментальные аутотетраплоиды и аллополиплоиды *Populus* представляют интересный исходный материал для селекции. Они могут быть использованы для получения мейотических тетраплоидов, а также для скрещивания с диплоидными растениями с целью создания быстрорастущих триплоидных форм [4, 5]. Кроме того, они могут служить

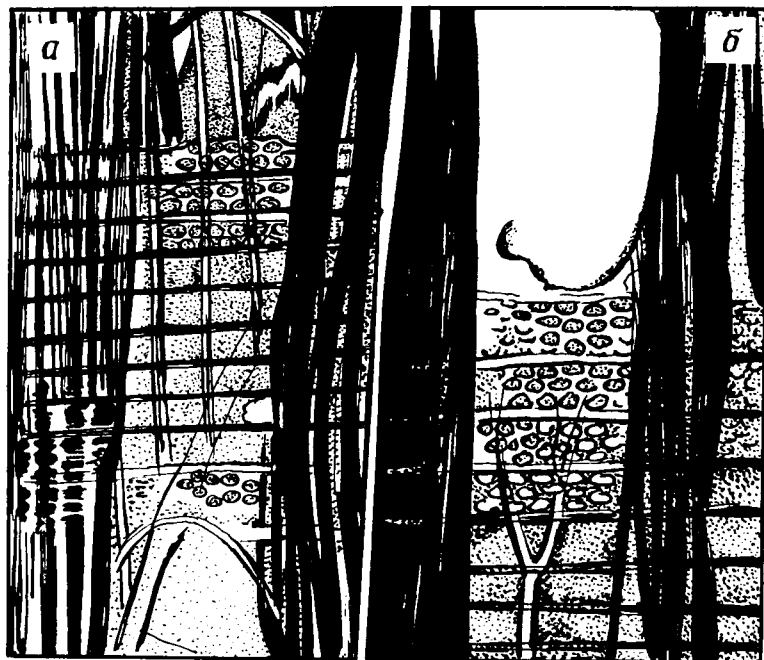


Рис. 39. Радиальный срез древесины тополя лавролистного (по Бакулину, 1980):

а — диплоид; б — индуцированный тетраплоид (видны различия в высоте клеток сердцевинных лучей и числу рядов пор на их стенках)

ценным исходным материалом для создания длинноволокнистых форм, пригодных для целлюлозно-бумажной промышленности.

Сочетание отдаленной гибридизации с экспериментальной полиплоидией у тополей в ряде случаев обеспечивает не только гетерозисный эффект по показателям интенсивности роста, но и обуславливает возможность возникновения декоративных новообразований и других ценных свойств, что имеет определенное значение в зеленом строительстве.

Карагана древовидная. В Канаде при обработке почек и точек роста взрослых растений караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) 1%-ным раствором колхицина был получен один тетраплоидный ($2n=4x=32$) побег, который после достижения взрослого состояния продуцировал крупную пыльцу: 25–30 мкм в диаметре вместо 20 мкм у исходной формы (Moore, 1965). Сеянцы, полученные из семян от самоопыления на тетраплоидном побеге, отличались от нормальных диплоидных ($2n=2x=16$) сеянцев более сильным опушением листьев и чашелистников, относительно широкими листьями. Однако жизнеспособность опытных сеянцев была пониженной, и в этом отношении они не имели преимуществ перед диплоидами.

Для получения аутополиплоидов караганы древовидной Н. А. Боро-
дина применяла следующие способы обработки колхицином [10]:
намачивание в течение 20—48 ч проросших семян водным раствором
колхицина в концентрации 0,01—0,15 %;
проращивание семян в 0,02 %-ном растворе колхицина;
нанесение с помощью ватного тампона водного раствора колхицина
на точку роста (апекс) первичного побега.

Из 98 экспериментальных растений караганы древовидной, прове-
ренных цитологически, 32 имели измененный набор хромосом и отно-
сились к категориям тетраплоидов ($2n = 4x = 32$), анеуплоидов ($2n =$
 $= 27-29$) и миксоплоидов (химер).

Тетраплоиды и химерные растения караганы древовидной характе-
ризовались сильно выраженной изменчивостью, которая проявлялась
в увеличении опушенности молодых побегов, укрупнении и гипертрофии
 жилок листа, формировании дополнительных листочков сложного листа,
их частичным попарным срастанием и т. д. Некоторые сочетания призна-
ков были очень устойчивыми, например темная окраска листовой пла-
стинки и антоциановая стебля, махровость цветков и др. Некоторые из



Рис. 40. Тангентальный срез древесины тополя лавролистного (по Бакулину, 1980):

a — диплоид; *б* — индуцированный тетраплоид (видны различия в числе слоев сердцевинных лучей)

10. Величина волокон либриформа у 7-летних диплоидных и тетраплоидных растений тополя
(по Бакулину, 1980)

Размер, мкм	Плоид- ность	Тополь лавролистный		Осина		Тополь бальзамический X X тополь душистый	
		$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t
Длина	2х	720,3 $\pm$ 10,4	17,8	905,2 $\pm$ 11,6	16,6	873,5 $\pm$ 10,2	17,1
	4х	1015,3 $\pm$ 12,9		1194,8 $\pm$ 13,0		1152,0 $\pm$ 12,7	
Диаметр	2х	23,4 $\pm$ 0,4	11,4	21,1 $\pm$ 0,4	12,1	21,0 $\pm$ 0,3	14,2
	4х	30,7 $\pm$ 0,5		28,0 $\pm$ 0,4		28,1 $\pm$ 0,4	
Толщина стенки	2х	2,3 $\pm$ 0,06	7,1	2,0 $\pm$ 0,05	7,7	2,0 $\pm$ 0,06	7,1
	4х	2,9 $\pm$ 0,06		2,6 $\pm$ 0,06		2,6 $\pm$ 0,06	

этих изменений, впервые обнаруженные у караганы древовидной, например образование двух сросшихся листочков, махровость цветков и пр., характерны для других представителей семейства Leguminosae и даже рода *Quercus* (см. гл. III), что служит еще одним подтверждением реализации закона гомологической изменчивости Н. И. Вавилова.

Среди достигших зрелого возраста (10 лет) колхиплоидов наблюдались экземпляры с относительно интенсивным (высота до 3 м) и медленным (около 100 см) ростом. Одновозрастный диплоидный контроль имел высоту 240 см. Карликовый экземпляр высотой около 100 см и стабильно махровыми цветками семян не завязывал. По-видимому, он мог быть гаплоидом, а скорее всего мутантом. Последнее можно аргументировать тем, что колхицин наряду с полиплоидогенными свойствами обладает мутагенным действием.

Облепиха крушиновья. Применительно к этому объекту использовались те же концентрации колхицина и способы обработки, что и в работе с караганой древовидной [10]. Колхиплоиды облепихи были морфологически относительно однородными. Тем не менее некоторые сеянцы колхиплоидов имели более крупные побеги и меньшее число колючек на единицу длины побега, чем контроль. У них были выделены растения с более темной окраской листьев, с не встречающейся в контроле формой плодов и семян, а также окраской плодов.

Для повышения выживаемости обработанных сеянцев и снижения тормозящего влияния колхицина впервые на модели облепихи, а также караганы древовидной было предпринято воздействие биогенными стимуляторами — янтарной и винной кислотами [9]. В результате в конце первого вегетационного периода средняя высота контрольных растений облепихи была в 3 раза больше средней высоты колхицинированных сеянцев и только в 2 раза больше высоты сеянцев, полученных из семян, обработанных и колхицином, и биостимуляторами.

Цитологический анализ растений облепихи, выращенных из обработанных колхицином семян и после воздействия на точку роста, показал наличие следующих категорий колхиплоидов: триплоидов ($2n = 3x = 18$), тетраплоидов ($2n = 4x = 24$) и даже гексаплоидов ($2n = 6x = 36$). Последнее объясняется участием тетраплоидных опылителей в процессе формирования семян, использованных в опыте. При анализе чаще всего выявлялись тетраплоидные растения, которые были представлены всеми лучшими экземплярами женских особей и всеми мужскими деревьями, образующими цветки с отклонениями в строении. В отдельных случаях в корневой меристеме встречались также клетки с $2n = 12$, что подтверждает факт миксоплоидии и в случае с облепихой.

Для повышения выхода тетраплоидов в потомстве колхиплоидов облепихи, представляющих наибольший интерес, было предпринято наряду с воздействием колхицином фракционирование пыльцы по методу А. М. Манжос и последующее изучение ее различных фракций в скрещиваниях. В результате этого в группе семян, полученных от опыления

пыльцой I фракции (средний показатель величины — 29,7 мкм), около 40 % принадлежало к тетраплоидам, около 30 % — к триплоидам, 14 % — к диплоидам и остальные (около 16 %) — к миксоплоидам. Ткани последних имели клетки с $2n = 12, 18, 24, 30$; $2n = 18$ и 24 ; $2n = 12$ и 18 хромосомами. В группе семян от опыления пыльцой II фракции (23,8 мкм) преобладали диплоиды (40 %), триплоиды составляли 20, тетраплоиды 10 и миксоплоиды 30 %.

На основании этих данных был сделан вывод, что метод экспериментальной полиплоидии целесообразно применять в селекции облепихи, поскольку колхиплоиды (тетраплоиды) в ряде случаев превосходят диплоидный контроль по урожайности и размеру плодов, а в растениях их семенной репродукции может повышаться содержание витамина С. Кроме того, у колхиплоидов по сравнению с растениями контрольной группы усиливается индивидуальная изменчивость по урожайности, что выражается и в увеличении средних показателей (табл. 11). Среди растений C_1 выявлены также ранне- и позднеспелые формы.

11. Масса плодов и семян диплоидных и тетраплоидных растений облепихи крушиновой (по Бородиной, 1983)

Степень плоид- ности	Масса 100 плодов, г		Масса 1000 семян, г	
	$M \pm m$	$M \pm 3\sigma$	$M \pm m$	$M \pm 3\sigma$
2x	$9,13 \pm 0,15$	$9,13 \pm 4,65$	$10,12 \pm 0,127$	$10,12 \pm 3,81$
4x	$35,50 \pm 0,57$	$35,50 \pm 17,1$	$17,00 \pm 0,218$	$17,00 \pm 6,64$
4x	$30,30 \pm 0,36$	$30,30 \pm 10,89$	$16,40 \pm 0,16$	$16,40 \pm 4,80$

Следует отметить, что экспериментальную полиплоидию надо рассматривать как начальный этап селекции облепихи, а дальнейшее развитие селекционных работ должно основываться на индивидуальном отборе и гибридизации.

Д у б ч е р е ш ч а т ы й. Экспериментальная полиплоидия у дуба черешчатого (= обыкновенного) изучалась на 509 проростках [127]. На точки роста опытных растений наносили капли раствора колхицина 0,5- и 1 %-ной концентрации в течение 10—30 сут. Из 228 однолетних растений, подвергавшихся действию колхицина, обнаружено 7 миксоплоидов, отдельные клетки которых были тетраплоидными ($2n = 4x = 48$). Миксоплоиды сохраняли измененные признаки в течение многих лет, а путем расхимеривания были сформированы интересные колхиплоиды.

Более ранними исследованиями, проведенными в Швеции, у дуба обыкновенного с помощью колхицина также были получены миксоплоидные ткани с тетраплоидными клетками.

Однако при обработке проростков дуба черешчатого 0,15 %-ным

раствором колхицина в течение 48 ч нам не удалось получить видимых морфологических изменений у сеянцев. По-видимому, примененные концентрации колхицина и сроки воздействия им оказались недостаточными для индуцирования полиплоидии у дуба.

Вторая причина стойкости дуба черешчатого к полиплоидогенным веществам может, по нашему мнению, заключаться в его возможной природной тетраплоидности в связи с наличием у рода *Quercus* двух различных основных чисел хромосом — 6 и 12. Основное число, равное 6, имеют некоторые североамериканские виды дуба: каштановый, виргинский, мерилендский и Мишо [127]. Не исключено, что это число характерно и для некоторых дубов, произрастающих на территории Советского Союза.

По аналогии с результатами исследований шведских ученых Ф. Л. Щепотьев предложил интересный метод селекции дуба обыкновенного на полиплоидию путем выделения спонтанных триплоидов ($2n = 3x = 36$) среди проростков многозародышевых желудей. В его исследованиях встречаемость триплоидов, определяемых по морфологическим признакам, достигала 1,2 %.

Роль экспериментальной полиплоидии в интродукции. Данный аспект проблемы полиплоидии практически не изучен, поэтому мы считаем целесообразным остановиться на нем особо и тем более в связи с задачами экспериментального получения полиплоидов.

В изучении роли экспериментальной полиплоидии в интродукции древесных растений определенная заслуга принадлежит Н. А. Бородиной [10]. Она исходила из тех предпосылок, что полиплоидия представляет собой один из механизмов адаптации растений к новым условиям, к числу которых могут быть отнесены и условия культивирования при интродукции. Н. А. Бородиной намечена также ориентировочная программа работ в области полиплоидии в связи с интродукцией, включающая испытание в ботанических садах (возможно, в дендрариях и опытных лесхозах) природных внутривидовых полиплоидных рядов, индуцирование полиплоидов одного вида или гибридов, сравнительное изучение растений разного уровня пloidности в онтогенезе, создание интродукционных популяций на разном уровне пloidности и т. д.

При экспериментальном получении полиплоидов очень важными являются особенности исходного генома. Так, триплоиды некоторых лиственных древесных пород (осины, тополя, березы) не всегда имеют преимущества перед диплоидами из других условий произрастания. Поэтому в качестве исходного материала при экспериментальной полиплоидии одни специалисты рекомендуют использовать наиболее выдающиеся индивидуумы из различных географических районов, а другие семена не с единичных деревьев, а из природных насаждений или производственных посадок. Однако кажущееся на первый взгляд противоречие и в первом, и во втором случаях преследует одни и те же цели — использование при экспериментальной полиплоидии гетерогенного ис-

ходного материала, что в конечном итоге обеспечит большие возможности индивидуального отбора, в том числе и для целей интродукции.

Данные по реакции полиплоидов древесных пород на экстремальные условия были получены в результате исследований, проведенных в Главном ботаническом саду АН СССР. Исследовались два фактора — зимостойкость и засухоустойчивость — экспериментальных полиплоидов древесных растений [10]. Зимостойкость изучалась в период необычно суровой в условиях Москвы зимы 1978/79 г. В результате материнские диплоидные растения караганы древовидной, с которых были собраны семена для обработки колхицином, потеряли по одному или несколько боковых скелетных ветвей 4—6-летнего возраста. В сравнении с этим среди растений C_0 -потомства были как неповрежденные, так и поврежденные экземпляры.

Взрослые C_0 -растения облепили крушиновой в ту зиму получили повреждения однолетних и более старых боковых побегов. Однако, как и в случае с караганой древовидной, у разных деревьев число повреждений было неодинаковым.

Форзиция (*Forsythia x intermedia* Zab.), представленная в исследовании диплоидным и тетраплоидными сортами, как слабо зимостойкий вид имела после зимы 1978/79 г. более значительные повреждения, чем карагана древовидная и облепиха. Тем не менее при распределении растений обоих сортов по баллам зимостойкости в зависимости от степени обмерзания побегов выявились известные преимущества тетраплоидного сорта (табл. 12).

12. Распределение растений форзиции по баллам зимостойкости (по Бородиной, 1982)

Сорт	Баллы					
	I	II	III	IV	V	VI
Диплоидный	—	—	21	4	—	17
Тетраплоидный	3	15	14	12	—	—

На основании полученных данных был сделан вывод о важности физиологического состояния растений в момент наступления холодов. Высказано также мнение, что полиплоидия будет повышать зимостойкость в том случае, если удвоение генома приведет к сокращению продолжительности роста побегов, повышению скорости прироста и т. д.

Засухоустойчивость изучалась в период жаркого и сухого лета 1972 г., а также в экспериментальных условиях.

У диплоидов и полиплоидов караганы древовидной, высаженной на территории Главного ботанического сада АН СССР, реакцией на засуху было сбрасывание части листьев, а также ухудшение качества и умень-

шение числа завязавшихся семян. Облепиха в тех же условиях перенесла засуху значительно хуже, и, несмотря на полив, растения погибли или летом 1972 г., или последующей зимой. Исключение составило одно триплоидное растение из S_0 -поколения.

Для экспериментальной проверки засухоустойчивости колхиплоидов был проведен опыт на укорененных черенках караганы древовидной в вегетационных сосудах (Пустовойтова, Бородина, 1981). Результаты опыта показали, что у диплоидов почвенная засуха снижает водоудерживающую способность тканей, а у полиплоидов повышает. Кроме того, при совместном действии суховея и почвенной засухи содержание воды у полиплоидов было выше, чем у диплоидов. Следовательно, для караганы древовидной, которую используют в защитных посадках засушливых районов страны, более высокая засухоустойчивость полиплоидов имеет определенное народнохозяйственное значение.

По аналогии с приведенными данными можно предполагать развитие у спонтанных и экспериментальных полиплоидов защитных реакций по отношению к загрязняющим окружающую среду веществам. Такая возможность сулит, по нашему мнению, определенные перспективы создания полиплоидных толерантных и устойчивых популяций, форм и сортов древесных растений.

3. ИНДУЦИРОВАННЫЙ МУТАГЕНЕЗ

Искусственный мутагенез растений, животных и человека индуцируется различными физическими (преимущественно проникающими в клетку видами излучений) и химическими факторами, характеристика и описание механизма действия которых не входят в нашу задачу. Следует только отметить, что в зависимости от индуцирующего агента мутагенез условно дифференцируют на радиационный и химический, или, иначе, различают ионизирующие (радиационные) и химические мутагены [30, 31, 117].

Основными видами ионизирующих излучений считаются рентгеновские и гамма-лучи, электроны, протоны, нейтроны, дейтроны, альфа- и бета-частицы и т. д. К числу физических мутагенов относятся также ультрафиолетовые лучи, температура и пр., т. е. факторы, которые, воздействуя на организм, приводят к возникновению мутаций.

Общеизвестными и используемыми в эксперименте химическими мутагенами являются этиленимин, нитрозометил- и этил мочевины, диметилсульфат и др.

В настоящее время список мутагенов природной среды многократно увеличился за счет производных деятельности человека. При этом одни мутагены (сернистый ангидрид, окислы азота, ртутные соединения, соединения хрома, пестициды, минеральные удобрения и др.) обладают непосредственным мутагенным действием. Другие, например полицик-

лические ароматические углеводороды и в их числе бенз(а)пирен, выделяющийся с выхлопными газами двигателей внутреннего сгорания, с различными видами дыма и сажи, превращаются в реактивные производные, поражающие генетический материал, только после их трансформации через метаболизм млекопитающих.

Из орудия эксперимента мутагены окружающей среды, по мнению Н. П. Дубинина, превращаются в составную часть биосферы Земли и воздействуют на наследственность всего живого. При этом более 90 % радиационных факторов и химических мутагенов обладают одновременно и канцерогенным действием [22]. Если в эксперименте изучается, как правило, влияние отдельных мутагенов, то для условий биосферы характерна комплексность действия всех входящих в ее состав мутагенных факторов: физических, химических и биологических (продукты метаболизма микроорганизмов, вирусы и др.).

Изменчивость, обусловленная мутагенами, уже в наши дни приводит к отбору мутаций устойчивости, иными словами, осуществляются эволюционные процессы в виде генетической адаптации к новым условиям, что приводит к увеличению в популяциях нежелательного генетического груза. Результаты двенадцатилетних исследований Института общей генетики АН СССР показали, что на участках, искусственно зараженных радиоактивными веществами, водоросли, травянистые растения и ткани деревьев относительно быстро изменяют свою генетическую природу — происходит отбор устойчивых форм и тканевых клонов (Дубинин, 1977).

Таким образом, граница между спонтанным и индуцированным мутагенезом стирается, и первоочередной задачей в системе генетического мониторинга должна стать оценка мутагенных факторов среды. В случае же неконтролируемого загрязнения среды мутагенами можно предполагать угрозу генетической катастрофы.

Для измерений в области радиоактивности и ионизирующих излучений до сих пор применяли ряд внесистемных единиц, которые фигурируют и в цитируемых ниже работах: рентген (Р) — экспозиционная доза рентгеновского и гамма-излучений, рад — поглощенная доза радиоактивности и излучения, а также производное от последней — крад (килорад, или 10^3 рад). Однако в настоящее время введена Международная система единиц "СИ" и ГОСТ 8.417—81, согласно которым единица поглощенной дозы ионизирующего излучения и радиоактивности обозначается как грэй — Гр (рад = 0,01Гр), а Р по системе "СИ" равен $2,58 \cdot 10^{-4}$ Кл/кг, где Кл (кулон) — единица количества электричества (электрического заряда).

Одним из пионеров экспериментального мутагенеза у нас в стране был А. Н. Лутков, который выполнил ряд оригинальных работ по индуцированию мутаций у гороха и культурных злаков воздействием рентгеновских лучей (Х-лучей). Им же по поручению Н. И. Вавилова была написана и обзорная статья "Мутации и их значение для селекции" (В кн.: Теоретические основы селекции растений. Л., 1935, т. 1, с. 181—

214), представляющая интерес и в наше время. Пионером же в области экспериментального мутагенеза лесных древесных растений, а также отечественной лесной генетики и селекции по праву считается В. Н. Сукачев [86].

Известно, что небольшие дозы ионизирующих излучений и химических мутагенов стимулируют рост растений, а большие — вызывают нарушения (особенно в ядрах клеток) и тем самым обуславливают возникновение различных категорий генетических эффектов и в конечном итоге различных видов ядерных мутаций.

Считается, что химические мутагены вызывают большей частью генные мутации, а физические — генные и хромосомные. Чувствительность растений, в том числе и древесных, к мутагенам определяется по всхожести семян, выживаемости и высоте сеянцев, плодovitости или стерильности взрослых растений, их интенсивности роста, морфологическим особенностям, числу и типу хромосомных перестроек и другим показателям.

А. Я. Любавская выделяет три группы древесных растений по их чувствительности к мутагенам [57]:

ч у в с т в и т е л ь н ы е — кедр сибирский, лиственница, сосна обыкновенная, ели, дуб черешчатый, березы, ольха, смородина черная, шелковица (диплоидная) и др.;

с р е д н е ч у в с т в и т е л ь н ы е — рябина обыкновенная, шиповник, карагана древовидная, сирень, жасмин, боярышник, жимолость обыкновенная, орех черный, конский каштан, шелковица (тетраплоидная), облепиха (европейского происхождения) и др.;

у с т о й ч и в ы е — липа, тополь черный, гледичия, спирея, ракитник, облепиха (алтайская).

В последующем изложении мы остановимся только на фактах индуцирования мутаций у древесных растений и на их фенотипической характеристике.

МУТАЦИИ, ИНДУЦИРОВАННЫЕ ФИЗИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ.
В исследованиях по индуцированию мутаций у лесных древесных растений сначала использовались в основном ионизирующие излучения, и в преобладающем большинстве случаев были получены положительные результаты.

Первые опыты по индуцированию мутаций у лесных древесных пород с помощью физических факторов были проведены В. Н. Сукачевым. Он воздействовал рентгеновскими лучами на черенки следующих видов ив: конопляной (*Salix viminalis* L.), даурской [*S. miyabeana* Seemen (= *S. dahurica* Turcz. ex Laksh.) и Шверина (*S. schwerinii* E. Wolf), а также на черенки гибрида *S. dahurica* × *S. viminalis*. У ивы Шверина были получены курчаволистная и серповиднолистная мутации, а измененный под воздействием рентгеновских лучей побег гибрида характеризовался относительно интенсивным ростом (примерно в 3 раза большим). В то же время он имел более мелкие листья, чем контроль.

В. Н. Сукачев пришел к выводу, что применение рентгеновских лучей способствует получению, с одной стороны, новых мутаций, а с другой — стимулирует рост растений. Однако для внедрения названных агентов в селекционную практику нужна большая теоретическая и методическая работа. Кроме того, В. Н. Сукачев отметил, что необходимо испытать другие способы воздействия: температурный фактор, ультрафиолетовые лучи, токи высокой частоты и химические вещества.

Большой интерес представляют исследования Г. Ф. Привалова по изучению возможностей воздействия X-лучами и быстрыми нейтронами на покоящиеся семена клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) с целью получения мутаций в соматических клетках. В результате этих исследований было получено большое число морфологических вегетативных мутаций, во много раз превосходящее частоту спонтанного мутирования анализируемых признаков (табл. 13). При этом мутационные изменения устойчиво сохранились в течение ряда лет.

13. Высота 4-летних растений и частота возникновения рентгеномутаций у клена ясенелистного в первом поколении при различных дозах облучения (по Привалову, 1965)

Дозы облучения, Р	Число растений, шт.	Высота, см			Число растений с мутациями, %			
		средняя $\pm m$	максимальная	минимальная	хлорофильными	формы листьев	расположения листьев	все-го
20000	120	263,7 $\pm$ 4,9	365	102	6,6	9,9	3,3	19,8
10000	367	272,5 $\pm$ 3,3	414	68	4,9	5,8	2,2	12,6
1000	81	306,4 $\pm$ 3,9	369	232	1,2	1,2	1,2	3,6
Контроль	100	317,6 $\pm$ 3,8	398	127	0,0	0,0	0,9	0,9

Характерным явилось то, что под влиянием ионизирующих излучений в данном эксперименте мутировали крупные систематические признаки исследуемого вида: форма (рис. 41) и окраска (хлорофильные мутации) листьев, а также расположение (очередное, мутовчатое и смешанное вместо супротивного у исходной формы) листьев на побегах. Возникали также фасцированные побеги, листья и черешки. В этом случае названные части растения (преимущественно побеги) были разделены на две части, различающиеся между собой по тем или иным признакам. Предполагается, что фасциации являются следствием структурного обособления генетически разнообразных участков тканей в процессе их роста и развития. В связи с фасцированностью побегов растений от воздействия ионизирующими излучениями автор ставит задачу закрепления полезных мутационных изменений путем вегетативного размножения.

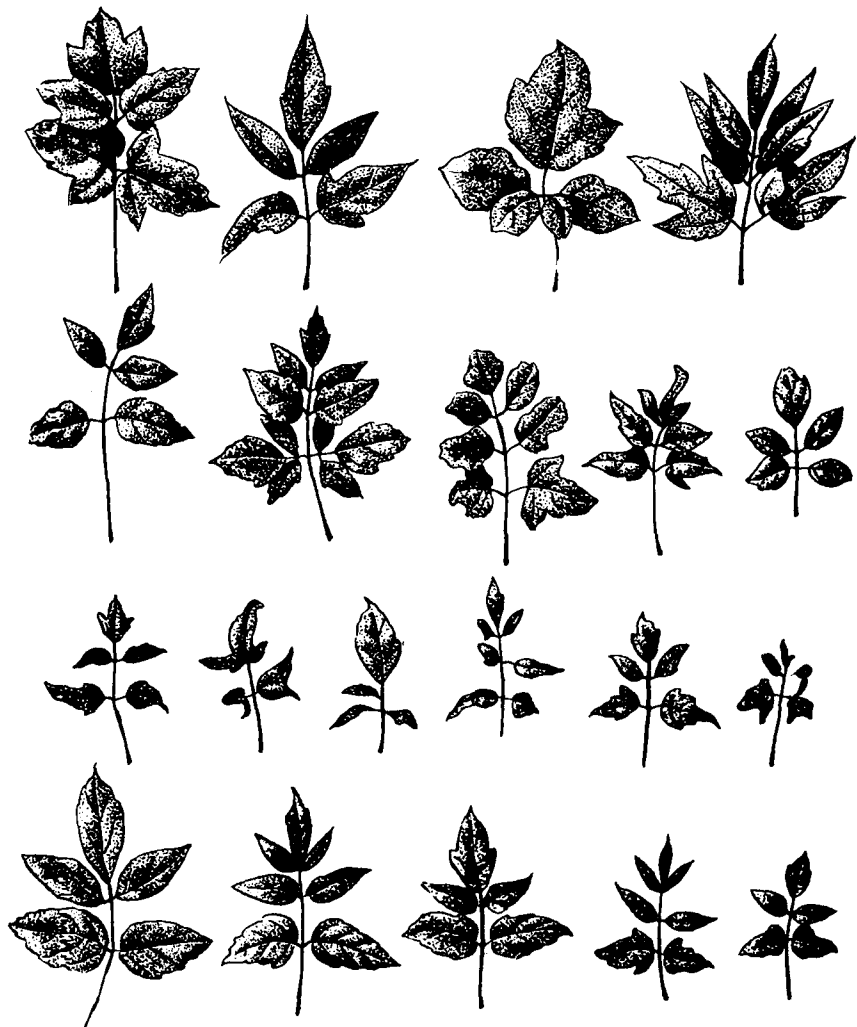


Рис. 4-1. Изменчивость клена ясенелистного по величине и форме листьев некоторых мутантных и исходных (нижний ряд) форм (по Привалову, 1965)

Под влиянием облучения усиливалась изменчивость клена ясенелистного по высоте и диаметру отдельных растений, величине листьев, длине и форме черешков, степени опушенности побегов и листьев и др.

Учет результатов перезимовки показал, что обработка X-лучами повысила зимостойкость некоторого числа однолетних сеянцев (табл. 14).

14. Влияние облучения X-лучами однолетних сеянцев на результаты их перезимовки (по Привалову, 1961)

Наименование показателей	Количество растений, %			
	при дозах облучения, Р			без облучения (контроль)
	20000	10000	1000	
Не поврежденные морозом растения	7,2	13,2	9,4	5,9
Растения с подмерзшими побегами или верхушечной почкой	85,0	79,6	87,3	90,8
Растения, погибшие в результате перезимовки	7,8	7,2	3,3	3,3

Наибольший эффект обнаружен при облучении дозой 10000 Р, при которой число не поврежденных морозом растений увеличилось по сравнению с контролем в 2 раза. Это, по мнению автора, открывает перспективу создания зимостойких форм древесных пород с помощью ионизирующей радиации.

К числу методических моментов данного исследования можно отнести результаты, подтверждающие общую закономерность прямой зависимости количества возникающих мутаций от дозы мутагена (см. табл. 13). Кроме того, все основные типы изменений, которые появились в результате облучения X-лучами, повторились и при воздействии нейтронами. Причем эффективность последних была в ряде случаев в 10 раз больше. Удаление надземной части деревьев ("посадка на пень") позволило дополнительно выявить 25,7 % растений со скрытыми мутациями вышеперечисленных признаков.

Индукцированные мутации повторяли те формы клена ясенелистного, которые встречаются в природных условиях и парковой культуре и описаны в литературе. К ним относятся следующие мутанты (Привалов, 1965): широколистный — *f. latifolium* (Pax); войлочный — *f. tomentosum* (Schwer.); голый (кора зеленая) — *f. nudum* (Schwer.); пятерной — *f. quinatum* (Schwer.); зубчатый — *f. dentatum* (Schwer.); глубокоразрезной — *f. lacinatedum* (O. Ktzc.) (рис. 42); карликовый — *f. nanum* (Dieck.); узколистный — *f. angustifolium* (Dieck.); разнолистный — *f. heterophyllum* (Späth.); крупнолистный — *f. giganteum* (Schwer.); курчавый — *f. crispum* (D. Don); желтопятнистый — *f. aureo-maculatum* (Hort.); желтоокаймленный — *f. aureo-marginatum* (Dieck.); желтоватый — *f. lutescens* (Schwer.); белокаемчатый — *f. albocinctum argenteo-cinctum* (Schwer.).

К числу наиболее интересных форм, возникших в эксперименте и пока не известных по литературным данным, относятся следующие мутанты: двурядно- и спирально-очереднолистные; мутовчатолистные;



Рис. 42. Глубококоразрезной (глубококорассеченнолистный) мутант *Acer negundo* (по Привалову, 1965)

форма со смешанным листорасположением; двоякоперистolistный; морщинистый, или гофрированнолистный (рис. 43); тупolistный; прижатolistный; остроугольнолистный; торчащelistный; свисающelistный; ладьelistный; свернутолистный; цельнокрайнолистный; мелколистный; розово- и коричневоокаймленные формы.

Проводились работы по индуцированному мутагенезу других древесных и кустарниковых растений, относящихся к различным систематическим группам (Привалов, 1963), при этом было исследовано 30 видов. В качестве ионизирующих излучений использовались гамма- и рентгеновские лучи, быстрые нейтроны и др.

В результате обработки семян названными видами излучений были получены мутационные изменения следующих признаков: величина и форма листьев, окраска листьев и побегов, типы расположения листьев на побегах (рис. 44), величина листовых черешков и угол их отхождения от побегов, быстрота роста растений в высоту, степень зимостойкости и др. Большой интерес представляли также мутационные формы с укрупненными листьями, с укороченными или боковыми побегами и др.

В большинстве случаев возникали генетически разнородные химерные растения. Для выявления скрытых мутаций применялись вышеописанные приемы.

Частота возникновения разных типов мутаций была различна и зависела от вида растения и дозы мутагенных воздействий (табл. 15).

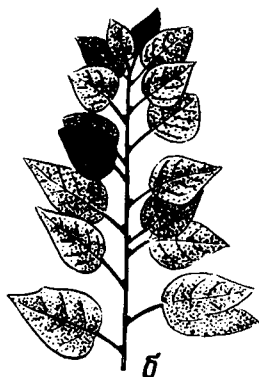
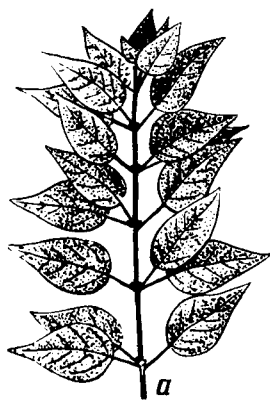
Наибольшее число морфологических мутаций, кроме клена ясенев-

Рис. 43. Морщинистолистный (гофрированнолистный) мутант *Acer negundo* (по Привалову, 1965)



Рис. 44. Мутации *Syringa vulgaris*:

а — с мутовчатым расположением листьев; *б* — с очередным расположением и измененной формой листьев; *в* — с супротивным расположением листьев — исходная форма (по Привалову, 1963)



лиственного, обнаружено у сиреней обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.) и венгерской (*S. josikaea* Jacq.), чубушника (*Philadelphus pekinensis*), тополя черного (*Populus nigra* L.). Незначительная мутабельность отмечена у хвойных (сосны обыкновенной, ели сибирской, лиственницы сибирской) и некоторых лиственных пород: березы повислой, смородины золотой (*Ribes aureum* Pursh), облепихи крушиновой, рябинника рябинолистного [*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.], спиреи (= таволги) опушенноплодной (*Spiraea trichocarpa* Nakai) и японской (*S. japonica* L.).

Ионизирующие излучения приводили к некоторой задержке роста сеянцев в высоту в первые годы жизни. Тем не менее среди них по сравнению с контролем (без облучения) обнаруживались наибольшие

15. Частота возникновения некоторых типов вегетативных мутаций при обработке ионизирующими излучениями (по Привалову, 1963)

Типы мутаций	Вид мутагенных воздействий	Доза мутагенного воздействия	Частота возникновения мутаций, %	Вид растений
По форме листьев	Рентгеновские лучи	10000 Р	6,0 – 7,8	<i>Acer negundo</i>
		12000 Р	1,5 – 2,0	<i>Syringa vulgaris</i>
		8000 Р	1,2 – 2,0	<i>Syringa josikaea</i>
По расположению листьев	Быстрые нейтроны	800 ФЭР	7,6	<i>Acer negundo</i>
	Рентгеновские лучи	10000 Р	2,2 – 6,3	<i>Acer negundo</i>
		12000 Р	1,8 – 2,0	<i>Syringa vulgaris</i>
		8000 Р	0,8 – 1,0	<i>Syringa josikaea</i>
	Быстрые нейтроны	800 ФЭР	11,2	<i>Acer negundo</i>
Хлорофильные	Рентгеновские лучи	10000 Р	4,1 – 5,7	<i>Acer negundo</i>
		12000 Р	Не было	<i>Syringa vulgaris</i>
		8000 Р	2,8 – 3,0	<i>Syringa josikaea</i>
	Быстрые нейтроны	800 ФЭР	2,4	<i>Acer negundo</i>

Примечание: ФЭР – физический эквивалент рентгена (Р).

по высоте единичные экземпляры. Данное явление может быть использовано в целях селекции с применением ионизирующей радиации быстрорастущих форм древесных растений.

В исследованиях Ф. Л. Щепотьева и др. [127, 128] желуди дуба обыкновенного перед посевом обрабатывали гамма-лучами C^{60} в дозах 1000–6000 рад. В результате были получены мутантные формы, отличающиеся следующим характером крон и особенностями роста: плакучая, пирамидальная, флаговидная, чашевидная, стелющаяся, карликовая, кустарниковая, быстрорастущая.

Средняя высота ряда опытных растений в 7-летнем возрасте была 307,8 см, максимальная – 384 см, а в контроле соответственно 82 и 173 см, средний диаметр растений в опыте был 6,9 см, максимальный – 8 см, а в контроле – 2,3 и 4,9 см.

Положительные результаты были получены и у клена серебристого при воздействии гамма-лучами в дозах 579, 1158 и 1544 рад. Выделены следующие мутантные формы: пестро-золотистая декоративная (клен Донецкий ботанический), пушистая, плакучая с поникающими ветвями и побегами, с разрезанно-узколопастными листьями, краснолистная. Перечисленные формы достигли 10-летнего возраста и легко размножаются вегетативно, что делает возможным их внедрение в практику лесного хозяйства и зеленого строительства.

Объектами данных исследований были также тополь волосистоплодный, конский каштан и шиповник обыкновенный [127]. У тополя волосистоплодного, который облучали дозами 50, 100 и 150 рад, был

выделен пестролистный мутант, названный тополем Донецким золотым. Данный мутант представляет собой исключительно декоративную форму, быстро растет и легко черенкуется.

У конского каштана облучали семена (дозы до 6000 до 11000 рад), в результате чего были получены пестролистные мутанты с дваждыпальчатосложными листьями и др. Пестролистные мутанты пригодны для использования в зеленом строительстве.

В экспериментах с шиповником обыкновенным облучали стратифицированные семена дозами 3—21 рад. Были получены красноцветущие мутантные формы, мутанты с крупными или очень мелкими плодами, без шипов на побегах с опушенными листьями, с округлыми или продолговатыми листочками и т. д.

Особый интерес представляли мутанты с повышенным содержанием аскорбиновой кислоты в плодах и масла в семенах. Содержание аскорбиновой кислоты у них составляло 12,5 %, а у отдельных растений до 15—20 %, тогда как в контроле аналогичный показатель был равен 7,5 %.

Анализ использованных доз излучения показал, что наиболее высокие дозы (18—21 крад) понижали всхожесть семян.

В исследованиях зарубежных авторов [140] X-лучами воздействовали на березы повислую и пушистую. Среди облученных 5000 семян было обнаружено 7 хлорофильных мутаций березы повислой и 2 вегетативные (побеговые) мутации березы пушистой. У одной из вегетативных мутаций листья распускались на 4—6 дней позднее, а у второй на 12—14 дней раньше, чем у немутировавших побегов.

Предполагается, что появление истинных мутаций можно ожидать в потомстве (X_1) от самоопыления особей (X_0), которые непосредственно подвергались действию индуцирующего агента.

Ваарама (Vaarama, 1968), проводивший эксперименты как с X-лучами, так и с гамма-лучами C_0^{60} , констатировал, что способность облученных семян березы повислой к прорастанию, а также рост сеянцев уменьшаются с возрастом дозы. В частности, ЛД₅₀ для названного вида при воздействии X-лучами равно 10000 рад, а при воздействии гамма-лучами 9000 рад.

В проростках из семян, подвергавшихся действию ионизирующих излучений, наблюдали асимметричность органов, хлорофильные отклонения и др. Большинство морфологических дефектов с течением времени исчезало, однако у некоторых растений они сохранялись весь период наблюдений (2,5 года). Три опытных растения достигли возраста цветения и при свободном опылении завязали нормально жизнеспособные семена. Проростки, развившиеся из этих семян, в ряде случаев имели отклонения от нормы. Соотношение аномальных и нормальных проростков в потомстве разных деревьев имело следующий вид: $3/_{48}$, $11/_{245}$ и $0/_{96}$. Однако, как и в случае с X_0 -поколением, аномалии исчезали на более поздних стадиях развития.

МУТАЦИИ, ИНДУЦИРОВАННЫЕ ХИМИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ.

По использованию химических мутагенов применительно к древесным растениям из числа исследований отечественных авторов известны работы Г. Ф. Привалова, Ф. Л. Щепотьева и др. [126, 127 и др.]. В качестве мутагенов применялись этиленимин, диметилсульфат (ДМС) и другие вещества.

Диметилсульфат в концентрации от 0,01 до 0,05 % был использован в мутационной селекции дуба черешчатого [126]. Растворами ДМС воздействовали на желуди дуба, а для изоляции мутаций двулетние опытные сеянцы были "посажены на пен" . В результате четырехлетних наблюдений был выделен ряд мутантов, которые по характеру кроны относились к стелющимся, плакучим и колонновидным формам, а по характеристикам листьев — к хлорофильным мутациям, мелко- и крупнолистным формам и др. В частности, было выделено несколько морфологических типов мутаций (форм), указанных ниже.

1. **Стелющиеся формы** с низко расположенной (на высоте 20—70 см) кроной, среди которых наблюдались растения с различными листьями:

- а) обычными (размеры листовой пластинки 12 × 6 см, 9—10 лопастей);
- б) длиннолопастными, с 6—7 лопастями, из которых 2—3 средние лопасти длинные;
- в) редколопастными, с 4—5 лопастями, направленными вверх;
- г) аномальными улиткообразно-скрученными;
- д) крупными широкоовальными (15 × 9 см, 10—12 лопастей);
- е) крупными продолговато-овальными (16 × 6,5 см, 12—14 лопастей).

Среди этой группы обнаружены также мутации, названные автором [126] "живородящий лист", "двувершинный лист" и "безвершинный лист". У первой из них так называемый материнский лист (8 × 9 см) образовывал в верхней части срединной жилки с нижней стороны сыновий лист (3,5 × 2 см). У второй относительно небольшой лист оканчивался двумя крупными округлыми лопастями, а у третьей — волнистой линией длиной до 3 см.

2. **Полустелющиеся формы**. Растения высотой одно 172, а второе 59 см. У первого из них листья в большей степени обычные (продолговато-обратнояйцевидные) и в меньшей степени аномальные (продолговато-овальные, асимметричные с неравномерно развитыми лопастями), у второго — листья оригинальной вытянуто-прямоугольной формы.

3. **Растения с компактной формой кроны**. Эти растения характеризовались густо ветвящимися стволиками, укороченными побегами и междоузлиями, мелкими листьями. Из них одно растение высотой 77 см наряду с обычными листьями имело много аномальных листьев с глубокими неравномерно развитыми лопастями. Второе растение (105 см) отличалось узкопродолговатыми листьями,

но тоже с неравномерно развитыми (длинными, узкими и редуцированными) лопастями.

4. Мутант с колонновидной формой кроны. Прямостоячее растение высотой 94 см с короткими слабо разветвленными ветвями, направленными вверх. Листья с широкоокруглым и лопастями и глубокими выемками. Наблюдаются и аномальные листья с редкими длинноконическими лопастями.

5. Пестролистная форма. Растения этой формы имеют три типа листьев: белые, не содержащие хлоропластов, пестрые и зеленые. Белые листья находятся на нижних побегах, выше располагаются пестрые листья, а еще выше зеленые (последних большинство). Само дерево отстает в росте, а его крона не сформирована. Предполагается, что пестролистность — следствие пластидной мутации.

6. Плакучие формы. Растения обычных размеров, но вверху разделяются на множество ветвей. Ветви тонкие, ниспадающие. Листья с длинными зубчато-вырезанными лопастями.

7. Карликовые формы. Маленькие угнетенные растения, не имеющие кроны, высотой 18 см. Листья (9 × 4,5 см) с хорошо развитыми лопастями, зубчатые.

Последующими исследованиями [127] были выделены быстрорастущие мутанты дуба черешчатого, представляющие хозяйственный интерес. В 12-летнем возрасте они достигали в высоту 7 м, в диаметре 14—15 см и в поперечнике кроны 6—7 м.

В опытах с тополем бальзамическим Л. М. Будаевой и О. С. Машкиной были индуцированы высокорослые, узкопирамидальные, плакучие и пестролистные формы [110].

Из хвойных растений исследовались биота восточная, стратифицированные семена которой обрабатывали ДМС (концентрация водного раствора 0,01—0,05 %) и этиленимином (концентрация 0,02, 0,03 и 0,05 %), и сосна обыкновенная [82, 110]. Под влиянием химических мутагенов у биоты были выделены формы с пирамидальной, яйцевидной, шаровидной и овальной типами крон. ДМС в концентрации 0,02 %, кроме того, стимулировал рост растений. Под влиянием этиленимина биота отставала в росте.

Известны две серии исследований по индуцированию мутаций у сосны обыкновенной. В первой серии наибольший эффект наблюдался в варианте с химическим мутагеном НДММ, который использовали в концентрации 0,02—0,05 % [110]. При этом были получены следующие мутанты: быстрорастущие, карликовые, короткохвойные, хлорофильные, интенсивно ветвящиеся и др. Из числа жизнеспособных хлорофильных мутаций выделены формы со светлой и желто-зеленой хвоей, с хвоей, краснеющей осенью, и с оливково-зеленой укороченной. Все перечисленные мутантные растения были химерами, в пределах которых нормальные и мутантные ткани отличались лишь одним или несколькими генами.

Полученные мутации представляют интерес как исходный материал для возможного получения гетерозисного потомства и как декоративные растения.

Во второй серии работ было исследовано действие таких мутагенов, как нитрозоэтил- и нитрозометил мочевины, а также этиленмин [110].

В M_1 у сосны обыкновенной были выделены карликовая, редкохвойная, разнодлиннохвойная и треххвойная формы. Судя по данным цитологического анализа, действие мутагенов не ограничивалось годом обработки, а имело длительный (7—8 лет) характер. Оно проявлялось в наличии структурных перестроек хромосом (транслокаций, делеций и дупликаций), а также нарушений, приводящих к анеуплоидии. Сохранившиеся нарушения в возрасте 11—12 лет приводили к возникновению мейотических мутаций. При этом каждый тип мутаций характеризовался определенной частотой (разнодлиннохвойность 32,7 %, треххвойность 12,1 и карликовость 7,54 % по сравнению с 1,26 % в контроле) и аспектом нарушений в мейозе.

На основании данных цитологического анализа установлено наличие десинаптических генов, обуславливающих нарушение конъюгации хромосом в мейозе и нерасхождение унивалентов, а как следствие этого — образование диплоидных гамет. Наряду с этим наблюдались нарушения функций веретена, агглютинация (склеивание) и фрагментация хромосом, которые приводили к анеуплоидии гамет с пониженной жизнеспособностью.

Жизнеспособность пыльцы мутантных форм хотя и уступала несколько контролю, но оставалась на относительно высоком уровне, позволяющем использовать ее в гибридизации. Точнее, жизнеспособность пыльцы у мутантов составляла 47,9—85,5 % против 85,9 % в контроле.

Анализируя данные этих исследований, можно сказать, что основной трудностью в работе с использованием как химических, так и физических мутагенов является факт получения в потомстве от непосредственного их воздействия химерных растений, несмотря на обрезку надземной части. Это выражается, как в опытах с дубом черешчатым, в наличии мутантных растений с разными типами (нормальными и аномальными) листьев, пестролистных химерных мутантов и т. д. В связи с этим только отбор в семенном потомстве позволяет надеяться на получение стабилизированных форм.

4. ИСКУССТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

С помощью искусственной гибридизации можно воспроизводить ту категорию возникающих в природе редких генотипов, к которым относятся гибридные формы и виды, и таким образом доказывать не только их происхождение, но и делать возможным их сохранение в условиях эксперимента. Само собой разумеется, что искусственная как внутри-,

так и межвидовая гибридизация представляет собой основной метод синтетической, в отличие от аналитической (отбора) селекции лесных древесных растений.

Ниже мы коротко остановимся на результатах искусственной гибридизации лесных древесных растений, проведенной преимущественно отечественными исследователями. При этом мы советуем читателям, интересующимся данной проблемой, обратиться к специальным и обзорным публикациям [3, 57, 74, 93, 105].

ВНУТРИВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ. Внутривидовые скрещивания лесных древесных растений основываются на возможности получения искусственного гетерозиса при географически отдаленной межпопуляционной гибридизации или при гибридизации различных природных изолятов в результате рекомбинации генов.

В этом отношении представляют интерес работы по гибридизации карельской березы [57], у которой были получены ценные в хозяйственном отношении гибридные формы, сочетающие нормальный рост и рисунок древесины. Не меньшее значение имеют внутривидовые скрещивания географически отдаленных экотипов и изолятов сосны обыкновенной [37, 63].

В последние годы начата работа по изучению возможностей создания высокопродуктивных семенных плантаций, в том числе и прививочных, на основе межформовых скрещиваний. Объектами исследований являются сосна обыкновенная, сосна кедровая сибирская, лиственница, береза и др. [2, 79, 115].

В частности, применительно к лиственницам проводятся работы по созданию семенных прививочных плантаций на основе внутривидовых скрещиваний популяций различного географического происхождения [93]. Для Сибири разработаны схемы плантаций с участием лиственниц Гмелина, ольгинской, Любарского, Сукачева, сибирской. Известны работы по внутривидовым скрещиваниям ольхи [99 и др.]. Работы в этом направлении у нас в стране начали развиваться сравнительно недавно. Однако те данные, которые уже получены, определяют известные перспективы метода внутривидовой гибридизации в селекции лесных древесных растений в поднятии продуктивности лесов.

Не исключено, что среди внутривидовых гибридов древесных пород по сравнению с родительскими формами окажутся обладатели устойчивых и толерантных по отношению к антропогенным воздействиям генотипов, однако это предмет будущих исследований и анализа.

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ. Некоторые исследователи считают, что искусственная межвидовая гибридизация позволяет делать выводы, имеющие значение для развития теории гибридизации и гетерозиса и уточняющие таксономические отношения между видами, и, кроме того, представляют собой действенный метод экспериментальной лесной селекции, в результате которой получены многочисленные гибриды, обладающие высокой продуктивностью, повышенной жизнестойкостью

и т. д. [111]. На наш взгляд, искусственную межвидовую и межродовую гибридизацию можно также рассматривать как способ получения форм, имеющих большое рекреационное значение.

Искусственная межвидовая гибридизация известна как метод селекции главных лесообразующих пород (сосна, ель, пихта, береза, дуб и др.), быстрорастущих и вегетативно размножающихся (ива, тополь), а также ряда других пород (ясень, ольха, жетсуга, кипарис и др.).

Селекция сосны обыкновенной осуществляется на быстроту роста, качество древесины, а также смолопродуктивность, кедровых сосен — на урожайность, сосны веймутовой — на быстроту роста и устойчивость к возбудителям болезней и экологическим факторам [57].

В настоящее время работы по гибридизации сосен известны на Украине и в других регионах. Скрещивания сосен проводятся В. А. Ильным на специально созданном прививками на сосне обыкновенной пинетуме [111]. Виды сосны вовлекаются в гибридизацию по мере их вступления в фазу репродукции.

Искусственная гибридизация лиственниц японской и широколиственной проводилась в Литовской ССР [96]. В результате было сделано заключение о наличии гетерозиса у гибридов и поставлен вопрос о целесообразности создания семенных плантаций с целью массового получения гибридных семян.

Ряд межвидовых гибридных комбинаций испытывали в Бельгии. Оказалось, что наиболее выраженным гетерозисом обладают гибриды лиственниц европейской и японской. Гетерозис определяли с помощью коэффициента по формуле: $H\% = AB - (A + B)/2 \cdot 100$, где AB — показатель гибрида; A — показатель материнской и B — показатель отцовской форм [93].

В области межвидовой гибридизации дуба наиболее широкие исследования были проведены С. С. Пятницким, который изучил биологию цветения и оплодотворения различных дубов, разработал методику и технику искусственной гибридизации следующих видов: белого (*Quercus alba* L.) северного (*Q. borealis* Michx.), крупнопольничкового (*Q. macranthera* Fisch. et Mey. ex Hohen), крупноплодного (*Q. macrocarpa* Grossh.), горного (*Q. montana* Willd.), черешчатого, пробкового (*Q. suber* L.) и др. В результате были получены ценные в хозяйственном отношении межвидовые гибриды — дубы Высоцкого, Комарова, Тимирязева и Мичурина, причем у дуба Высоцкого хороший рост наблюдался и во втором (F_2) поколении.

Последующие межвидовые скрещивания дуба проводились И. Н. Гегельским, Н. И. Давыдовой и другими исследователями.

И. Н. Гегельский проводил скрещивания в комбинациях дуб северный и дуб иволлистный, дуб крупнопольничковый и дуб черешчатый. Были получены интересные для лесного хозяйства и зеленого строительства гибридные дубы Боярского и Украинский, которые в первые годы обладали хорошим ростом, зимостойкостью, устойчивостью к мучни-

стой росе. Оценка гибридных форм дуба осуществлялась, кроме выше-названных признаков, и по показателям интенсивности фотосинтеза и транспирации [21]. Установлено, что в ряде случаев гибриды существенно отличаются от исходных видов, а иногда и превосходят последние.

Н. И. Давыдовой были получены следующие гибриды: дуб белый $\times$ дуб черешчатый; дуб Гартвиса $\times$ дуб скальный, форма мушмулолистная; дуб Гартвиса $\times$ дуб длинноножковый и т. д., однако по высоте они не отличались от одновозрастных сеянцев дуба черешчатого (контроль) [111]. При изучении морфологических признаков гибридных растений были отмечены отклонения в сторону родительских видов, промежуточного характера, а также новообразования.

Проводятся работы и по межвидовым скрещиваниям берез. Определенный интерес, по нашему мнению, представляют исследования Н. П. Питугиной (1972), которая наряду с гибридизацией изучала наследование морфологических признаков в первом поколении гибридов берез и их хромосомные числа. Было установлено, что у гибридов *Betula pendula* ($2n = 28$) $\times$ *B. davurica* Pall. ($2n = 56$) и *B. mandshurica* (Regel) Nakai ($2n = 28$) $\times$ *B. papyrifera* ($2n = 56$) число хромосом среднее между родителями ($2n = 42$). По морфологии названные гибриды также обладали промежуточными признаками.

Методом внутри- и межвидовых скрещиваний осуществляется селекция узорчатой и капоркорешковой форм березы на декоративность.

Имеются сведения по гибридизации ольхи: проведено 7 реципрокных скрещиваний с участием ольхи тонколистной, серой и черной; исследованы степень скрещиваемости, интенсивность роста и морфологические особенности гибридов по сравнению с родительскими видами (Рубцов, 1978). Проведены также работы по межвидовой гибридизации тополей и ив с целью получения быстрорастущих форм [105 и др.].

Выше указывалось на дискуссионность представлений об эволюционной значимости интрогрессивной гибридизации, которая является разновидностью межвидовой гибридизации. В связи с этим искусственное воспроизведение и изучение интрогрессивных гибридов могут дать необходимые сведения по затронутому вопросу. Не меньшее, если не большее, значение имеет искусственная интрогрессивная гибридизация для идентификации спонтанных интрогрессивных гибридов, возникающих в районах контактов близкородственных видов, и соответственно для разработки способов их охраны: определение площадей генетических резерватов, воспроизведение интрогрессивных гибридов в эксперименте и последующее их размножение и сохранение в архивах клонов или на семенных плантациях и др.

Следует еще раз отметить целесообразность сочетания межвидовой (и даже межродовой) гибридизации с полиплоидией. С помощью последней может быть преодолен барьер нескрещиваемости систематически

отдаленных видов, в той или иной степени восстановлена фертильность отдаленных гибридов, а в ряде случаев возможно и закрепление гетерозиса. Последнее наблюдается при объединении двух аллелей, обуславливающих гетерозис.

В настоящее время проводятся исследования в направлении интенсификации эмбриональных процессов, протекающих при межвидовой гибридизации. Известно, например, что обработка репродуктивных органов до и после опыления постоянным магнитным полем (ПМП) или опосредованное воздействие на них "омагниченной" водой содействует повышению эффективности гибридизационных работ. В частности, в опытах по скрещиванию *Populus alba* × *P. italica* и *Salix alba* × *S. carpea* пыльцу выдерживали в течение 1 ч в ПМП напряженностью 500 Э или же воздействовали на нее водой, пропущенной между полюсами ПМП (Барна и др., 1983). В опытном варианте при непосредственной обработке пыльцы наблюдалось почти вдвое больше проросших пыльцевых зерен. Кроме того, в процессе прорастания пыльцы было меньше нарушений, тогда как в контроле (те же комбинации скрещивания, но без обработки ПМП) пыльцевые трубки образовывали на концах вздутия, которые лопались, не достигая зародышевых мешков.

При межвидовых скрещиваниях тополей "омагниченная" вода также оказывала положительное влияние на ускорение интенсивности роста пыльцевых трубок. Одновременно имело место повышение окислительно-восстановительных ферментов (пероксидазы и цитохромоксидазы), что, в свою очередь, активизировало ростовые и формообразовательные процессы. На основании последнего было высказано предположение, что "омагниченная" вода вовлекается в метаболические процессы, протекающие в репродуктивных органах при межвидовых скрещиваниях.

* * *

Из приведенных выше данных можно сделать вывод, что экспериментальную полиплоидию, индуцированный мутагенез, а также искусственную гибридизацию, в том числе и в сочетании с полиплоидией, можно рассматривать не только как методы селекции лесных древесных пород, но и как один из способов воспроизведения в культуре и сохранения перечисленных категорий редких генотипов. Иными словами, полиплоидия, мутагенез и отдаленная гибридизация реализуются не только в природе, но и в эксперименте.

Сопоставление спонтанно возникших и искусственно созданных обсуждаемых категорий редких генотипов позволяет сделать заключение об их известной идентичности. При этом следует иметь в виду, что возникновение тождественных изменений в различных систематических группах древесных растений подчиняется как в природе, так и в опыте закону гомологических рядов. Знание этого закона, а точнее, знание определенных типов наследственных изменений позволит правильно

осуществлять инвентаризацию лесов в целях выявления объектов охраны генофонда отдельных видов.

Большинство исследователей (Стеббинс, 1956; Мацкевич, Лутков, 1966; Райт, 1978, и др.) считают, что полиплоидия у хвойных, как спонтанная, так и экспериментальная, не способствует усилению жизнедеятельности растений, или же полностью отсутствует. Противоположного мнения придерживаются Ф. Л. Щепотьев и некоторые другие авторы [127 и др.], считающие, что естественные и искусственные полиплоиды среди хвойных возникают легко и отличаются высокими показателями роста и развития. В качестве подтверждения этому указывается на индуцирование с помощью колхицина тетраплоидов у сосны, секвойи гигантской, ели обыкновенной, а также у нескольких видов пихты, у которых экспериментально получены как тетраплоиды, так и октоплоиды. Оригинальную точку зрения высказал и Д. А. Комиссаров, указав на возможное преобладание триплоидии при естественной и искусственной полиплоидии у хвойных и других пород. Тем не менее приведенные выше данные свидетельствуют о неодинаковых оптимальных уровнях плоидности у различных древесных пород как в природе, так и в опыте.

Воздействием колхицина и других полиплоидогенных веществ на семена, проростки, черенки, вегетативные почки и другие части растений как хвойных, так и лиственных пород часто достигается формирование миксоплоидных (химерных) растений. При этом распределение тканей различных степеней плоидности может быть таким, что диплоидные побеги развиваются на тетраплоидных корнях, и наоборот. Клетки одной и той же ткани могут иметь разные числа хромосом, а наличие тетраплоидных листьев на побеге не дает гарантий того, что и цветки на нем будут тетраплоидными.

Д. В. Райт [95] объясняет это явление следующим образом. Активно растущая апикальная меристема в прорастающем семени или в развивающейся почке состоит из двух самовозобновляющихся тканей — внешней (туники) и внутренней (корпуса), из которых формируются разные органы (листовой и цветочный примордий и др.). Подбор концентраций колхицина или другого полиплоидогенного вещества, способных вызывать одновременное удвоение хромосом в клетках обеих тканей, затруднен, следствием чего и является появление миксоплоидных растений и побегов.

В некоторых случаях методом проб и ошибок удается подобрать такую концентрацию колхицина, при которой наблюдается одновременная реакция как клеток корпуса, так и клеток туники. Такие результаты наблюдались у древесных пород с мелкими семенами (у тополей, ив, вязов, берез, ольхи). Однако и в этом случае полной гарантии возникновения стабильных полиплоидов нет.

Данное явление подтверждает необходимость проведения цитологического анализа не только в видоизмененных частях побегов, но и в кончиках корней. В то же время анализ соматических хромосом в корнях

многолетних древесных растений связан с определенными техническими трудностями. Поэтому для выгонки однородных полиплоидных побегов необходимо, как указывалось выше, производить обрезку растений, что делается и для выделения мутантных тканей.

Однако из этого правила есть и исключения. Так, полиплоидная шелковица в S_0 -потомстве в ряде случаев была представлена растениями, состоящими из однородной ткани. Химерных организмов встречалось мало, или они были только у растений в молодом возрасте, которые затем стабилизировались по степени пloidности.

Другим исключением можно считать некоторые виды тополей, деревья которых в S_0 -поколении считались истинными аутополиплоидами.

С точки зрения получения не только стабильных полиплоидов, но и в относительно короткие сроки (в течение года) представляет интерес метод использования в скрещиваниях нередуцированных гамет. Выше указывалось, что в природе довольно часто встречаются случаи формирования гамет, содержащих от x до $3x$ и более чисел хромосом с различными переходами между ними. Оплодотворение диплоидной пылью нормальной (или тоже нередуцированной) яйцеклетки приводит к образованию триплоидного, тетраплоидного и даже многоплоидного семени. Данный метод может быть интенсифицирован использованием фракционированной пыли, а также возможностью получения нередуцированных гамет обработкой цветков, соцветий и цветочных почек полиплоидогенными веществами.

Экспериментально полученные тетраплоидные формы лиственных древесных пород уже сейчас должны найти широкое практическое применение в семеноводстве и лесной селекции. Их скрещивание с диплоидами может занять особое место по своей значимости в силу того, что у ряда видов (осины, тополя, березы, ольхи) триплоиды обладают ценными для лесоводства свойствами: относительно быстрым ростом и высокой производительностью древесины. Пониженная семенная продуктивность у триплоидов нередко компенсируется возможностью их размножения вегетативным путем. В сравнении с этим у других лиственных древесных пород (шелковицы, караганы древовидной, облепихи, форзиции) тетраплоиды имеют самостоятельное значение и могут использоваться в качестве исходного материала для отбора и селекции хозяйственно ценных форм.

В отношении хвойных пород следует сказать, что на данном этапе наших знаний экспериментальная полиплоидия у них в большинстве случаев имеет только познавательное значение, а также может рассматриваться как способ индуцирования наследственных изменений, подобных тем, которые возникают в природных условиях. Возможно, что интенсивность образования нередуцированных гамет как у хвойных, так и у лиственных пород является их реакцией на неблагоприятные экологические и антропогенные факторы. Соответственно возникает вопрос, почему не использовать показатель нарушений процессов мейоза

и образования нередуцированных гамет как индикатор загрязнения окружающей среды?

Определенное значение имеют исследования по экспериментальной аллополиплоидии древесных растений, которые совмещаются со спонтанной или искусственной отдаленной гибридизацией. Критерием возможностей использования амфиполиплоидии и аллополиплоидии в селекции, интродукции, а также воспроизведении природных гибридных полиплоидов могут быть, кроме классических примеров (Рыбин, 1951), факты спонтанного возникновения амфидиплоидов среди таких древесных пород, как *Salix laurina*, *Aesculus carnea*, *Populus canescens* и др. У амфидиплоидных и аллополиплоидных тополей наряду с гетерозисными свойствами наблюдалось сочетание положительных признаков исходных родительских форм: в комбинации белого тополя с осинкой (амфидиплоид) — стройность ствола осины, а у сложных гибридов осины (аллополиплоиды) — пирамидальная крона туркестанского тополя (Навалихина, Щепотьев, 1966).

Некоторые исследователи (Картель, Манцевич, 1970) считают, что амфидиплоидия в лесной селекции может быть использована только для преодоления бесплодия межвидовых гибридов. Другие же (Скворцов, 1982) отмечают неустойчивость аллополиплоидов и наличие у них частичного менделевского расщепления и постепенного снижения фертильности. Однако если последнее в какой-то мере правомерно для однолетних растений, то в отношении многолетних древесных пород с редкой сменой поколений описанная ситуация вряд ли реальна, особенно это относится к тем видам, которые обладают способностью к вегетативному размножению.

Существует мнение, что ценным диагностическим признаком экспериментальных (и отчасти спонтанных) полиплоидов являются размеры замыкающих клеток устьиц, по которому можно их отбирать. Однако В. Т. Бакулин считает, что при работе с видами, у которых нижняя часть листовой пластинки имеет сильное опушение, или с деревьями с высокоподнятой кроной предварительный отбор полиплоидов по устьичному аппарату сильно затруднен [5] и для идентификации растений тетраплоидного типа он предлагает ориентироваться на такие наглядные показатели анатомического строения древесины, как высота клеток сердцевинных лучей, число рядов пор на их стенках и слоистость лучей (см. рис. 39—40). К этому мы считали бы возможным добавить и показатели размеров сосудов (см. рис. 38).

Данные современной экспериментальной генетики показывают, что ионизирующие излучения расширяют спектр возникающих мутаций и значительно ускоряют спонтанный мутационный процесс. Если первая характеристика действия радиации имеет, несомненно, не только познавательное, но и селекционное значение, то вторая отвечает задачам охраны генофонда. С помощью экспериментального мутагенеза представляется возможным воспроизводить ту редкую категорию генотипов, кото-

рую классифицируют как мутации. Результаты, полученные Г. Ф. Приваловым на клене ясенелистном и ряде других видов древесных пород, содержат материал, подтверждающий данную точку зрения. В результате воздействия Х-лучами и нейтронами были получены изменения, которые очень редко встречаются в природной обстановке. К ним можно отнести очередное расположение листьев на побегах, пестролистность, фасциации листьев и побегов и др. Так, частота спонтанного мутирования признака очередного расположения листьев на побегах равна примерно 0,1 %. При обработке же быстрыми нейтронами в относительно большой дозе (1600 ФЭР) количество таких изменений увеличивалось до 15,7 % (Привалов, 1961).

В условиях Новосибирской обл. у клена ясенелистного возникали спонтанные мутации, аналогичные некоторым индуцированным изменениям (Привалов, 1965). К ним относились изменения формы листьев, расположения листьев на побегах (очередное), наличие особей с желтоокаймленными листьями и т. д. Показано воспроизведение в эксперименте всех известных генетических типов клена ясенелистного, описанных в литературе как морфологические формы этого вида.

Закрепление вегетативных мутаций древесных растений, индуцированных теми или другими факторами, затруднено, так как в процессе роста в высоту полученных химер происходит интенсивный отбор соматических тканей, который приводит к вытеснению мутационных изменений (Привалов, 1963). Аналогичное явление имеет место и у спонтанных вегетативных мутаций древесных пород, которые также вытесняются соматическим отбором и поэтому фенотипически не реализуются. Данное явление следует рассматривать как одну из причин редкой встречаемости вегетативных мутаций древесных растений в естественных условиях произрастания.

Характерна тождественность мутационных изменений у индуцированных мутаций разных видов древесных растений (например, наличие у мутантов клена и сирени мутовчатого и очередного типов расположения листьев на побегах по сравнению с супротивным расположением их у исходных форм, хлорофильные мутации и др.). Данное явление соответствует и в экспериментальных условиях проявлению параллельной (гомологической) изменчивости признаков и свойств.

Неодинаковый характер реакции одних и тех же видов древесных растений на мутагенные факторы, по данным разных авторов (Привалов, 1963; Любавская, 1982), свидетельствует о недостаточности наших знаний в этой области и требует дальнейших исследований. По-видимому, решить этот вопрос довольно сложно в связи с наличием внутрипопуляционных различий по показателю чувствительности к мутагенам. В частности, установлено (Бенгус, 1983), что потомства разных деревьев сосны обыкновенной (потомства разных генотипов) отличаются неодинаковой реакцией на мутагены и имеют разный спектр мутаций в первом поколении. Планируемые в указанной области исследования одновре-

менно должны преследовать цели выявления механизмов становления устойчивых и толерантных к загрязняющим окружающую среду веществам генотипов, что представляет собой, по нашему мнению, один из аспектов сохранения растительности на земле.

В связи с тем что при действии ионизирующей радиации и химических мутагенов на покоящиеся семена, желуди и другие воспроизводящие структуры возникают преимущественно химерные растения, считается целесообразным, как и в случае экспериментальной полиплоидии, воздействовать на репродуктивные органы и гаметы. Однако исследования в этом направлении с древесными растениями пока не получили должного развития. Некоторое исключение составляют опыты Ваарамы, в процессе которых облучали пыльцу березы повислой. Завязавшиеся в результате опыления этой пыльцой семена обладали пониженной всхожестью, а у проростков наблюдался повышенный отпад. У сохранившихся растений на ранних стадиях развития нередко выявлялись отклонения от нормы, но они, как и при облучении семян, имели временный характер.

Сопоставление спонтанных мутантов дуба черешчатого с индуцированными свидетельствует об аналогии между ними, которую можно также рассматривать как общую закономерность [54, 126, 127]. Как в том, так и в других случаях имеют место нормально жизнеспособные мутации дуба и мутации с пониженной жизнеспособностью. Среди них встречаются мелко- и крупнолистные, а также длиннолопастные формы, мутанты с аномальным развитием листовых пластинок и т. д.

Общезвестным типом мутаций у многих древесных пород и в природе, и в эксперименте являются хлорофильные (от альбиносов до частичного отсутствия хлоропластов) мутации, пестролистные и неправильно-лопастные формы, экzemплярны со сросшимися или "живородящими" листьями и др. Однако между спонтанными и индуцированными мутациями существуют и некоторые принципиальные различия. Первые из них представляют собой продукт многолетнего, возможно, и многовекового естественного отбора, в результате которого они стабилизируются как определенные морфолого-физиологические типы (например, естественные мутации северокавказских дубов, формы клена ясенелистного, существующие в природе и в парковой культуре, и т. д.). Вторые в потомстве (X_0 , M_0 и др.) от воздействия индуцирующими агентами, как правило, представлены химерами, состоящими из мутировавших и немутировавших тканей и клеток. Только при тщательном искусственном отборе с привлечением вспомогательных мероприятий ("посадка на пень", прививки и др.) можно создать из них относительно стабилизированные формы и поддерживать их в поколениях с помощью вегетативного размножения или самоопыления.

В то же время в природных условиях наблюдаются известные аналоги экспериментальных химер, к которым относятся, например, экzemплярны с почковыми мутациями. Для реализации последних также

необходим искусственный отбор, поскольку в природе они чаще всего элиминируют в процессе спонтанной соматической селекции. В ряде же случаев происходит спонтанное "раскимеривание" индуцированных мутаций — это имело место в опытах по облучению черенков тополей (бальзамического, душистого, лавролистного, берлинского) и осины рентгеновскими лучами с большим числом вариантов по напряжению (50—125 кВт), силе тока (2—10 Ма) и экспозиции — от 30 мин до 12 ч (Богданов, 1970). В результате у побегов, выросших из облученных черенков, листья часто имели уродливую форму: неправильно-лопастную, с двумя пластинками на одном черешке, узкую, пятнистой и даже белой окраски. Однако такие побеги росли слабо и постепенно заменялись побегами с нормальными листьями.

Искусственная внутри- и межвидовая гибридизация представляет собой начало селекционного процесса и не во всех случаях отвечает намеченной цели: немедленному получению гетерозисных гибридов, устойчивых к неблагоприятным условиям, болезням, вредителям и др. Только последующий индивидуальный отбор, подобный естественному отбору в природе, приводит к желаемым результатам. Тем не менее гибридизация дает возможность получать большое разнообразие исходного материала для дальнейшей селекции.

Создание семенных плантаций на основе меж- и внутривидовых скрещиваний способствует увеличению продуктивности лесов. Кроме того, эти плантации можно рассматривать и как один из способов сохранения генофонда видов, особенно тех, которые нуждаются в охране и занесены в Красные книги. Примером этого могут служить исследования по созданию в Сибири семенных плантаций с участием лиственницы ольгинской, занесенной в Красную книгу СССР, и др.

Методы экспериментальной лесной генетики и селекции должны занять законное место в сфере охраны редких генотипов лесных деревьев и кустарников.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПОЛИПЛОИДНЫХ ВИДОВ И ФОРМ ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

Материал, изложенный в этой главе, является продолжением наших более ранних исследований. Ниже в виде таблиц приводятся списки, содержащие перечень с указанием чисел хромосом спонтанно возникших и описанных к настоящему времени полиплоидных и анеуплоидных видов и внутривидовых структур (форм, вегетативных клонов, групп организмов и отдельных экземпляров) голосеменных растений и покрытосеменных деревьев и кустарников. В основу взяты виды и внутривидовые структуры, обитающие преимущественно в лесах зон с умеренным климатом, Арктике, тундре и лесотундре. В списки включены и некоторые древесные растения, произрастающие в Северной Америке, а также в субтропических и тропических зонах земного шара, часть из которых интродуцирована в СССР. Представлены также отдельные полиплоиды голосеменных, обнаруженные в южном полушарии нашей планеты. Кроме того, в списках фигурируют и древесные растения, используемые в нашей стране в культуре и относящиеся к полиплоидным сериям семейства *Rosaceae*, родов *Salix*, *Magnolia* и др.

Виды, не содержащие в своем составе полиплоидов или полиплоидных серий, в таблицах не приведены.

В качестве основы для составления таблиц использованы материалы ряда сводок и публикаций (Darlington, Janaki Ammal, 1945; Tischler, 1950, 1953; Seitz, 1951; Яблоков, 1962, 1963; Бреславец, 1963; Мацкевич и Лутков, 1966; Муратова, Круклис, 1981), много данных заимствовано из справочника "Хромосомные числа цветковых растений". Для видов, которые фигурируют в перечисленных источниках и к которым мы адресуем читателей, авторы оригинальных публикаций не указываются (они указаны в графе "Примечание" только для тех видов, которые не попали в названные выше публикации или данные по которым были получены в последующие годы).

Латинские наименования и авторы семейств и родов в большинстве случаев уточнены по сводке С. К. Черепанова [120], а также справочникам "Manual of cultivated trees and shrubs" и "Хромосомные числа цветковых растений". Названия видов и внутривидовых структур даны преимущественно в том написании, которое имело место в использованных нами литературных источниках. Русские названия семейств и родов древесных растений даны по материалам, указанным во "Введении", а также по Красной книге СССР и некоторым другим источникам.

Семейства и роды в таблицах приведены по алфавиту, виды в пределах родов расположены в порядке возрастания степени пloidности. В таблицах указаны те виды, формы или отдельные экземпляры, кото-

рые имеют эволюционное значение или достигли взрослого состояния.

В связи с непрерывным накоплением нового фактического материала показатель основного числа хромосом в пределах того или другого рода меняется. Тем не менее для удобства сравнительной дифференциации полиплоидов мы посчитали возможным привести названный показатель с учетом тех данных, которые к настоящему времени известны в каждом конкретном случае.

1. СПОНТАННЫЕ ПОЛИПЛОИДЫ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Приведенные в табл. 16 данные не являются окончательным вариантом сведений по полиплоидии у голосеменных и основным числом хромосом у них. К этому следует добавить, что у гинкго и саговников полиплоидия неизвестна [25], а особое положение среди хвойных занимает, как сообщает З. П. Коц [93], семейство Podocarpaceae. Основное число хромосом у представителей этого семейства варьирует не только между родами, но и в пределах рода.

16. Спонтанно возникшие полиплоиды голосеменных растений

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень плоидности	Примечание
Cupressaceae Bartl. — Кипарисовые				
<i>Juniperus</i> L. (<i>Sabina</i> Mill.) — можжевельник	11	—	—	Единичный экземпляр
virginiana	—	22	2x	
”	—	33	3x	
chinensis	—	22	2x	
chinensis var. pfitzeriana	—	44	4x	
bermudiana	—	44	4x	
scopulorum	—	44	4x	
squamata var. meyeri	—	44	4x	По "Manual of cultivated trees and shrubs" (1949), род <i>Fitzroya</i> относится к семейству Pinaceae
<i>Fitzroya</i> Hook. — фиттройя	11	—	—	
cupressoides	—	44	4x	

Ephedraceae Dumort. — Эфедровые

<i>Ephedra</i> L. — эфедра	7	—	—
anadina	—	28	4x

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
----------------	-----------------------------	----------------------------------	--------------------	------------

Gnetaceae Markgraf — Гнетовые

Gnetum L. — гнетум	11	—	—	Полиплоидия у Gnetum в настоящее время считается сомнительной [131]. То же и в отношении Welwitschia
gnemon	—	44	4x	
indicum	—	44	4x	
scandens	—	44	4x	

Pinaceae Lindl. — Сосновые

Larix Mill. — лиственница	12	—	—	Массовое явление (Манжос, Поздняков, 1960). Триплоиды образуются в результате гетерогамного опыления в пределах одного и того же дерева. В дальнейшем эти данные не подтвердились (Круклис, Милютин, 1977)
dahurica (= gmelini)	—	24	2x	
„	—	36	3x	
decidua (= europaea)	—	24	2x	
decidua × occidentalis	—	36	3x	Искусственный гибрид
decidua var. pendula	—	48	4x	
Picea A. Dietr. — ель	12	—	—	Единичный экземпляр
abies (= excelsa)	—	24	2x	
abies var. acuminata	—	40–48	4x	
excelsa f. brevifolium	—	48	4x	
Pinus L. — сосна	12	—	—	Единичный экземпляр
densiflora	—	24	2x	
„	—	48	4x	
Pseudolarix Gord. — лжелиственница	11	—	—	
amabilis	—	44	4x	

Taxodiaceae F. W. Neger — Таксодиевые

Cryptomeria Don. — криптомерия	11	—	—	Единичный экземпляр
japonica	—	22	2x	
„	—	44	4x	
Glyptostrobus Endl. — глиптрострубус	11	—	—	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
----------------	-----------------------------	----------------------------------	--------------------	------------

lineatus	—	33	3x	Taxodium Rich. (= Glyptostrobilus Endl.)
Sequoia Endl. — секвойя	11	—	—	Единичный экземпляр
sempervirens	—	66	6x	[153]

Welwitschiaceae Markgraf — Вельвичиевые

Welwitschia Hook. — вельвичия	7	—	—	
mirabilis (= bainensis)	—	42	6x	
„	—	84	12x	

Так, в роде *Podocarpus* оно может быть выражено числами 10, 11, 13, 17, 18, 19, в роде *Dacrydium* — 9, 10, 11, 12, 15. Соответственно дифференциация полиплоидов в пределах этих родов затруднена.

**2. СПОНТАННЫЕ ПОЛИПЛОИДЫ
ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

В табл. 17 приводятся числа хромосом спонтанно возникших полиплоидных видов и форм покрытосеменных лесных деревьев и кустарников. В отдельных случаях в графе "Примечание" указываются данные и в отношении искусственно полученных полиплоидов, а также их принадлежности к категории аллополиплоидов, некоторые таксономические сведения и т. д.

**17. Спонтанно возникшие полиплоиды покрытосеменных
древесно-кустарниковых растений**

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
----------------	-----------------------------	----------------------------------	--------------------	------------

Aceraceae Juss. — Кленовые

Acer L. — клен	13	—	—	
platanoides	—	26	2x	
„	—	39	3x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень полиплоидности	Примечание
<i>carpinifolium</i>	—	52	4x	Duffield, 1943
<i>pseudoplatanus</i>	—	52	4x	
<i>saccharinum</i> (= <i>dasycarpum</i>)	—	52	4x	
<i>rubrum</i>	—	68, 72, 75, 78, 79, 80, 88, 94, 100, 104	—	
"	—	78	6x	
"	—	104	8x	
Aquifoliaceae Bartl. — Падубовые				
<i>Ilex</i> L. — падуб	9; 10	—	—	
<i>aquifolium</i>	—	40	4x	
"	—	≈ 46	—	
<i>crenata</i>	—	34	—	
<i>decidua</i>	—	40	4x	
<i>dumosa</i>	—	40	4x	
<i>leucoclada</i>	—	≈ 34	—	
<i>monticola</i>	—	40	4x	
<i>opaca</i>	—	36	4x	
<i>paraguariensis</i>	—	40	4x	
<i>rugosa</i>	—	≈ 40	—	
<i>serrata</i> var. <i>sieboldi</i>	—	40	4x	
<i>theezans</i>	—	40	4x	
<i>verticillata</i>	—	36	4x	
<i>vomitoria</i>	—	40	4x	
Berberidaceae Juss. — Барбарисовые				
<i>Berberis</i> L. — барбарис	7; 14	—	—	
<i>amurensis</i>	—	28	—	
"	—	42	—	
<i>buxifolia</i>	—	28	—	
"	—	56	—	
<i>actinocantha</i>	—	56	—	
<i>heterobotrys</i>	—	56	—	
<i>turcomanica</i>	—	56	—	
Betulaceae S. F. Gray. — Березовые				
<i>Alnus</i> Mill. — ольха	14	—	—	Основное число хромосом родов <i>Alnus</i> и <i>Betula</i> равно 7 (Darlington, Janaki Ammal, 1945; Tischler, 1950). Соответственно
<i>cordata</i>	—	28	2x	
"	—	42	3x	
<i>orientalis</i>	—	28	2x	
"	—	42	3x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень полидности	Примечание
<i>tinctoria</i>	—	42	3x	плоидность каждого из приведенных видов удваивается. То же мнение высказывает и М. Somego [155]
<i>japonica</i>	—	28	2x	
"	—	42	3x	
"	—	56	4x	
<i>subcordata</i>	—	28	2x	
"	—	42	3x	Искусственные гибриды и экспериментальные аутотетраплоиды (Johnsson, 1950; Gustafsson, 1962)
"	—	56	4x	
<i>subcordata</i> X <i>incana</i>	—	42	3x	
<i>spaethii</i> (= <i>subcordata</i> X <i>japonica</i>)	—	56	4x	
<i>glutinosa</i>	—	28	2x	
"	—	42	3x	[27]
"	—	56	4x	
<i>hirsuta</i>	—	28	2x	
"	—	56	4x	
<i>borealis</i>	—	56	4x	
<i>fauriei</i>	—	56	4x	[140]
<i>firma</i>	—	56	4x	
"	—	112	8x	
<i>Betula</i> L. — береза	14	—	—	
<i>verrucosa</i>	—	28	2x	
"	—	42	3x	[127]
"	—	56	4x	
<i>pubescens</i> (= <i>odorata</i>)	—	56	4x	
<i>verrucosa</i> X <i>pubescens</i>	—	42	3x	
"	—	56	4x	
<i>japonica</i>	—	28	2x	Данные полиплоидные разновидностей <i>B. papyrifera</i> выделены в самостоятельные виды (Деревья и кустарники СССР, 1951)
<i>japonica</i> var. <i>mandshurica</i>	—	56	4x	
<i>papyrifera</i>	—	28	2x	
"	—	56—84	4x—6x	
<i>papyrifera</i> var. <i>cordifolia</i>	—	56	4x	
<i>papyrifera</i> var. <i>glandulifera</i>	—	56	4x	[127]
<i>papyrifera</i> var. <i>subcordata</i>	—	56	4x	
<i>papyrifera</i> var. <i>kenaiica</i>	—	70	5x	
<i>papyrifera</i> var. <i>occidentalis</i>	—	84	6x	
<i>lenta</i>	—	28	2x	
"	—	64	—	[127]
<i>jackii</i>	—	42	3x	
"	—	56	4x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
callosa	—	56	4x	
celtibetica	—	56	4x	
ermani	—	56	4x	
excelsa	—	56	4x	
fruticosa	—	56	4x	
grandulifera	—	56	4x	
mandshurica	—	56	4x	[27]
paraermani	—	56	4x	[27]
pumila	—	56	4x	
tortuosa	—	56	4x	
urticifolia (= pubescens f. urticifolia)	—	56	4x	[27]
davurica	—	56	4x	[27]
"	—	98	7x	[127]
sandbergii	—	62; 64	—	
grossa	—	84	6x	
lutea	—	84	6x	

Celastraceae R. Br. — Бересклетовые

Euonymus L. — бересклет	8	—	—	
fortunei	—	32	4x	
japonicus (= japonica)	—	32	4x	
radicans	—	32	4x	
americanus (= americana)	—	64	8x	
europaea (= europaeus)	—	64	8x	
sachalinensis	—	64	8x	[27]

Cornaceae Dumort. — Кизилловые

Aucuba Thunb. — аукуба	8	—	—	
dentata	—	32	4x	
longifolia	—	32	4x	
japonica	—	32	4x	
"	—	32+2B	—	Картиотип с добавочными хромосомами (Yamamoto, 1937)
"	—	36	—	

Corylaceae Mirb. (=Carpinaceae Kuprian.) — Лещиновые

Carpinus L. — граб	8	—	—	
betulus	—	16	2x	
"	—	32	4x	
betulus var. carpinizza (= carpinizza)	—	16	2x	
"	—	64	8x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень полиплоидности	Примечание
----------------	-----------------------------	----------------------------------	------------------------	------------

<i>betulus</i> var. <i>fastigiata</i> (= <i>betulus</i> f. <i>pyramidalis</i>)	—	64	8x	
--	---	----	----	--

Elaeagnaceae Juss. — Лоховые

<i>Hippocae</i> L. — облепиха	6	—	—	Дарлингтон и Янаки Ам- маль (Darlington, Janaki Ammal, 1945) считают, что у <i>H. rhamnoides</i> $x=10$ и 12 соответственно $2n =$ $= 20$ и 24. Это противоречит представлениям других авторов (Darmer, 1951; Араратян, 1940)
<i>rhamnoides</i>	—	12	2x	
„	—	18	3x	
„	—	24	4x	
„	—	20	—	

[10]

Fabaceae Lindl. — Бобовые

<i>Caragana</i> Lam. — карагана	8	—	—
<i>sinica</i>	—	16	2x
„	—	24	3x
<i>spinosa</i>	—	16	2x
„	—	32	4x
<i>frutex</i> (= <i>frutescens</i>)	—	32	4x
<i>jubata</i>	—	32	4x
<i>Cytisus</i> L. — ракичник	12; 13	—	—
<i>lusitanicus</i>	—	24	2x
„	—	48	4x
<i>scoparius</i> (= <i>Sarothamnus scoparius</i>)	—	24	2x
„	—	48	4x
<i>adami</i>	—	48	4x
<i>aëolicus</i>	—	48	4x
<i>battandieri</i>	—	50	—
<i>canariensis</i>	—	48	4x
<i>candicans</i>	—	48	4x
<i>elongatus</i>	—	48	4x
<i>grandiflorus</i>	—	48	4x
<i>laburnum</i>	—	48	4x
<i>leiocarpus</i>	—	≈ 48	—
<i>maderensis</i>	—	48	4x
<i>monspessulanus</i>	—	≈ 46	—
<i>patens</i>	—	≈ 46	—

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень ploidy	Примечание
praecox	—	46	—	
proliferus	—	48	4x	
purgans	—	~ 46	—	
purpureus	—	48	4x	
ratisbonensis (= borystenicus)	—	~ 48	—	
reuerchontii	—	~ 46	—	Цифры 46–52, возможно, являются производными от 48 (Чехов, 1931)
ruthenicus	—	50	—	
sessilifolius	—	~ 50	—	
”	—	52	4x	Таким образом, в видообразовании данного рода анеуплоидия играет определенную роль (прим. авт.)
australicus	—	48	4x	
”	—	96	8x	
capitatus	—	~ 48	—	
”	—	96	8x	
hirsutus	—	~ 48	—	
”	—	96	8x	
multiflorus	—	~ 48	—	
”	—	~ 96	—	
nigricans	—	48	4x	
”	—	96	8x	
nigricans f. carlieri	—	48	4x	
rochelii	—	96	8x	
supinus	—	96	8x	
Laburnum Medik. — бобовник	12	—	—	
adamii	—	48	4x	
alpinum	—	48/50	4x	
anagyroides	—	48	4x	
praecox	—	48	4x	
vulgare	—	48	4x	

Fagaceae Dumort. — Буковые

Quercus L. — дуб	12	—	—	
robur	—	24	2x	
”	—	36	3x	[38, 127]
dentata	—	24	2x	Указывается на наличие у ряда североамериканских видов дуба $x=6$ [127]
”	—	48	4x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
----------------	-----------------------------	----------------------------------	--------------------	------------

Hamamelidaceae R. Br. — Гаммелидовые

Corylopsis Sieb. et Zuss. — корилопис	12	—	—	Согласно справочнику "Древесные растения Главного ботанического сада" / Под ред. акад. Н. В. Цицина (М.: Наука, 1975. 547 с.) род Corylopsis относится к семейству Betulaceae
glabrescens	—	48	4x	
wilmottiae	—	48	4x	
spicata	—	72	6x	
veitchiana	—	72	6x	

Hippocastanaceae DC. — Конскокаштановые

Aesculus L. — конский каштан	20	—	—	
pavia	—	40	2x	
hippocastanum	—	40	2x	
plantierensis (= carnea X hippocastanum)	—	60	3x	По [127] Ae. plantierensis (rubicunda X pavia)
carnea	—	40	2x	
carnea (=hippocastanum X pavia)	—	80	4x	
rubicunda (=hippocastanum X pavia)	—	80	4x	

Juglandaceae A. Rich. ex Kunth — Ореховые

Carya Nutt. — кариya	16	—	—	
alba	—	64	4x	
floridana	—	64	4x	
glabra	—	64	4x	
texana	—	64	4x	
tomentosa	—	64	4x	
ovalis	—	64	4x	

Lauraceae Juss. — Лавровые

Laurus L. — лавр	7	—	—	
canariensis	—	36	—	
nobilis	—	42	6x	
"	—	48	—	

Magnoliaceae Juss. — Магнолиевые

Magnolia L. — магнолия	19	—	—	
------------------------	----	---	---	--

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
acuminati	—	76	4x	
cordata	—	76	4x	
liliiflora	—	76	4x	
soulangeana	—	76	4x	
"	—	114	6x	
purpurascens	—	95	5x	
cambellii	—	114	6x	
dawsoniana	—	114	6x	
denudata	—	114	6x	
foetida	—	≈ 114	—	
grandiflora	—	114	6x	
mollicornia	—	114	6x	
sargentiana	—	114	6x	
schiedeani	—	114	6x	
sprengeri	—	114	6x	

Mimosaceae R. Br. — Мимозовые

Acacia Mill. — акация	13	—	—	
senegal	—	26	2x	
senegal × mellifera	—	39	3x	
aroma	—	26	2x	
"	—	52	4x	
bonariensis	—	26	2x	
"	—	52	4x	
cavenia	—	26	2x	
"	—	52	4x	
koa	—	26	2x	
"	—	52	4x	
constricta	—	52	4x	
laeta	—	52	4x	
leucophloea	—	52	4x	
seyal	—	52	4x	
sieberiana	—	52	4x	
spirocarpa	—	52	4x	
xanthophloea	—	52	4x	
arabica	—	44	—	
"	—	52	4x	
"	—	104	8x	
ataxacantha	—	52	4x	
"	—	104	8x	
eburnea	—	52	4x	
"	—	104	8x	
farnesiana (=capensis)	—	52	4x	
"	—	104	8x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
horrida	—	52	4x	
"	—	104	8x	
nilotica	—	52	4x	
"	—	104	8x	
raddiana	—	78	6x	
"	—	104	8x	
scorpioides	—	52	4x	
"	—	104	8x	
"	—	208	16x	

Myricaceae Blume — Восковниковые

Myrica L. — восковница	8	—	—	
gale	—	48	6x	

Moraceae Link — Тутовые

Morus L. — шелковица, тут	14	—	—	Указывается на наличие вторичного основного числа (x = 13) [93]
alba	—	28	2x	
"	—	42	3x	Потомство от свободного опыления экспериментальных тетраплоидов
"	—	56	4x	
"	—	84	6x	Потомство от гибридизации экспериментальных тетраплоидов (С. И. Раджабли, 1966)
"	—	112	8x	
laevigata	—	28	2x	
"	—	56	4x	
tiliifolia	—	84	6x	
cathayana	—	56	4x	
"	—	84	6x	
"	—	112	8x	
nigra	—	42	3x	Паройская, 1939
"	—	89–106	≈ 6x–8x	
"	—	308	22x	

Oleaceae Hoffm. et Link — Маслинные

Forsythia Vahl — форзиция	14	—	—	
intermedia (=viridissima × × suspensa)	—	28	2x	
"	—	42	3x	Joab, 1960
"	—	54	4x	[10]
Fraxinus L. — ясень	23	—	—	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
velutina	—	46	2x	
"	—	92	4x	
americana	—	46	2x	
"	—	92	4x	
"	—	~ 96	—	
"	—	138	6x	
biltmoreana	—	92	4x	
"	—	138	6x	
chinensis	—	92	4x	
chinensis var. rhynchophylla	—	138	6x	
mandshurica	—	48	—	[106]
tomentosa	—	~ 138	—	
Platanaceae Dumort. — Платановые				
Platanus L. — платан	—	—	—	
acerifolia	—	16	—	
"	—	20–22	—	
"	—	42	—	
occidentalis	—	20–22	—	
"	—	42	—	
orientalis	—	14	—	
"	—	16	—	
"	—	42	—	
Rosaceae Juss. — Розоцветные				
Amelanchier Medik. — ирга	17	—	—	
stolonifera	—	34	2x	
"	—	68	4x	
arborea	—	68	4x	
bartramiana	—	68	4x	
canadensis	—	68	4x	
grandiflora	—	68	4x	
laevis	—	68	4x	
rotundifolia (= ovalis)	—	68	4x	
spicata	—	68	4x	
Grataegus L. — боярышник	17	—	—	
monogyna	—	32	—	
"	—	34	2x	
monogyna var. cabulica	—	51	3x	
armena	—	51	3x	
atrosanguinea	—	51	3x	
caucasica	—	51	3x	
douglasii	—	48	—	
"	—	51	3x	
				В справочнике "Хромосомные числа цветковых растений" отсутствуют данные по основным числам хромосом, что затрудняет дифференциацию видов и внутривидовых форм по степени полиплоидности.

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
intricata	—	48	—	Тем не менее представленные в нем сведения позволяют сделать некоторые предположения, касающиеся отдельных групп таксонов. Так, на основании материалов данного справочника можно полагать, что у рода <i>Crataegus</i> имеется еще одно основное число хромосом ($x = 16$). При этом наибольшее число изученных видов данного рода имеет в диплоидном наборе (2n) число хромосом, кратное 16. Соответственно к категории полиплоидов можно отнести следующие виды: а) триплоидные ($2n = 3x = 48$): <i>arnoldiana</i> , <i>asperifolia</i> , <i>assurgens</i> , <i>bealii</i> , <i>bisselii</i> , <i>boytonii</i> , <i>brunetiana</i> , <i>buckleyi</i> , <i>chapmannii</i> , <i>coccinoides</i> , <i>crusgalii</i> , <i>dacroides</i> , <i>delawarenensis</i> , <i>delosii</i> , <i>diffusa</i> , <i>dodgei</i> , <i>eamesii</i> , <i>exclusa</i> , <i>flabellata</i> , <i>flavida</i> , <i>fluviatilis</i> , <i>foetida</i> , <i>fusca</i> , <i>hillii</i> , <i>holmesiana</i> , <i>inducta</i> , <i>infera</i> , <i>jackii</i> , <i>lanuginosa</i> , <i>lobulata</i> , <i>meticulosa</i> , <i>modesta</i> , <i>padifolia</i> , <i>painteriana</i> , <i>palmeri</i> , <i>pansiaca</i> , <i>paucispina</i> , <i>pentandra</i> , <i>pinetorum</i> , <i>pringlei</i> , <i>pussilla</i> , <i>pygmaea</i> , <i>rotunda</i> , <i>sargentii</i> , <i>sertata</i> , <i>stonei</i> , <i>tarda</i> , <i>tardipes</i> , <i>vericunda</i> , <i>vicina</i> , <i>wheeleri</i> ; б) тетраплоидные ($2n = 4x = 64$): <i>bartoniiana</i> , <i>forbesae</i> , <i>pallens</i> , <i>peckii</i> ; в) виды с наличием
"	—	51	3x	
turkestanica	—	51	3x	
altaica	—	68	4x	
apposita	—	64	—	
"	—	68	4x	
cognata	—	48	—	
"	—	68	4x	
meyeri	—	68	4x	
orientalis	—	68	4x	
pedicellata	—	48	—	
"	—	68	4x	
pontica	—	68	4x	
pruinosa	—	48	—	
"	—	68	4x	
pseudoheterophylla	—	68	4x	
rotundifolia	—	64	—	
"	—	68	4x	
songorica	—	68	4x	
stevenii	—	68	4x	
tournefortii	—	68	4x	
ulotricha	—	68	4x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
				триплоидных и тетраплоидных форм ($2n = 48$ и 64): <i>disperma</i> , <i>smithii</i> ; г) анеуплоидный вид <i>cordata</i> (= <i>phaenopyrum</i>) с $2n = 72$. Интересно отметить также, что в пределах одного и того же вида этого рода могут быть формы с числом хромосом, кратным основным числам; к таким формам относятся <i>monogyna</i> , <i>douglasii</i> , <i>intricata</i> , <i>apposita</i> , <i>cognata</i> и др.
<i>Malus</i> Mill. - яблоня	17	—	—	Триплоиды и тетраплоиды, а также различные анеуплоидные типы найдены у большого числа культурных сортов <i>Malus</i> (прим. авт.)
<i>domestica</i>	—	34	3x	
"	—	51	3x	
<i>silvestris</i>	—	34	2x	
"	—	51	3x	
<i>spectabilis</i>	—	34	2x	
"	—	≈ 51	—	
<i>bracteata</i>	—	51	3x	
<i>communis</i>	—	34	2x	
"	—	51	3x	
"	—	68	4x	
<i>prunifolia</i>	—	34	2x	
"	—	51	3x	
"	—	68	4x	
<i>sargentii</i>	—	34	2x	
"	—	51	3x	
"	—	68	4x	
"	—	64—69	—	
<i>angustifolia</i>	—	34	2x	
"	—	68	4x	
<i>halliana</i>	—	34	2x	
"	—	47, 49	—	
<i>hupehensis</i>	—	51	3x	
"	—	68	4x	
<i>lancifolia</i>	—	51	3x	
"	—	68	4x	
<i>plantycarpa</i>	—	51	3x	
"	—	68	4x	

Семейство, вид	Основ- ное чис- ло хро- мосом (x)	Сомати- ческое число хромосом (2n)	Степень плоид- ности	Примечание
sikkimensis	—	≈ 51	—	
"	—	68	4x	
toringo	—	64 – 71	—	
"	—	68	4x	
toringoides	—	≈ 51	—	
"	—	68	4x	
transitoria var. toringoides	—	51	3x	
"	—	68	4x	
coronaria	—	68	4x	
glabrata	—	68	4x	
glaucescens	—	68	4x	
toringo	—	64 – 71	—	
sieboldii	—	34	2x	
"	—	68	4x	
"	—	85	5x	
rockii	—	≈ 68	—	
"	—	85	5x	
Prunus L. — слива	8	—	—	
itosakura (= Cerasus itosakura)	—	16	2x	
"	—	24	3x	
mume	—	16	2x	
"	—	24	3x	
paniculata	—	16	2x	
"	—	24	3x	
serrulata	—	16	2x	
"	—	24	3x	
"	—	25	—	
avium	—	16	2x	
"	—	24	3x	
"	—	32	4x	
"	—	17 – 19,	—	
		36		
media	—	16	2x	
"	—	18, 24 –	—	
"	—	26		
"	—	32	4x	
pensylvanica	—	16	2x	
"	—	32	4x	
acida	—	32	4x	
cantabrigiensis	—	32	4x	
caroliniana	—	32	4x	
cerasus (= Cerasus vulgaris)	—	32	4x	
darvasica	—	32	4x	
fruticosa	—	32	4x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
grayana	—	32	4x	
padus	—	32	4x	
pseudocerasus	—	32	4x	
serotina	—	32	4x	
ssiori	—	32	4x	
virginiana	—	32	4x	
divaricata	—	16	2x	
"	—	24	3x	
"	—	48	6x	
"	—	17	—	
domestica	—	16	2x	
"	—	48	6x	
instititia (= domestica subsp. instititia)	—	48	6x	
domestica subsp. italica	—	48	6x	
spinosa	—	16	2x	
"	—	24	3x	
"	—	32	4x	
"	—	40	5x	
"	—	48	6x	
rybinii (= divaricata × spinosa)	—	24	3x	Синтезированный триплоид
divaricata × spinosa	—	48	6x	Синтезированный аллополиплоид (Ковалев, 1939)
spinosa × divaricata	—	16	2x	
"	—	24	3x	Естественные и искусственные гибриды (Рыбин, 1936)
"	—	40	5x	
"	—	48	6x	
lusitanica	—	64	8x	
triloba (= Amygdalus triloba)	—	64	8x	
laurocerasus	—	144	18x	
"	—	176	22x	
Pyrus L. — груша	17	—	—	
communis	—	34	2x	Триплоиды и тетраплоиды известны у культурных сортов P. communis (Tischler, 1950)
"	—	51	3x	
"	—	68	4x	
malus	—	34	2x	
"	—	51	3x	
minima	—	51	3x	
arbutifolia	—	68	4x	
Sorbus L. — рябина	17	—	—	
chamaemespilus	—	34	2x	
"	—	51	3x	
"	—	68	4x	
arranensis	—	≈ 51	—	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
bristoliensis	—	51	3x	
lancifolia	—	51	3x	
minima	—	51	3x	
neglecta	—	51	3x	
subpinnata	—	51	3x	
theodori	—	51	3x	
aria	—	34	2x	
aria var. salicifolia	—	68	4x	
mougeotii	—	51	3x	
„	—	68	4x	
porrigentifomis	—	51	3x	
„	—	68	4x	
anglica	—	68	4x	
decora	—	68	4x	
eminens	—	68	4x	
aucuparia	—	34	2x	
intermedia (= scandica)	—	68	4x	
tennica (= aucuparia × intermedia)	—	68	4x	
groenlandica	—	68	4x	
leptophylla	—	68	4x	
meinichii	—	68	4x	
obtusifolia (= aria var. norvegica)	—	68	4x	
rupicola	—	68	4x	
salicifolia	—	68	4x	
subsimilis	—	68	4x	
sudetica	—	68	4x	
suecica	—	68	4x	
Spiraea L. — таволга	9	—	—	
pachystachys	—	27	3x	
chamaedryfolia	—	18	2x	
„	—	36	4x	
japonica	—	18	2x	
„	—	34	—	
margaritae	—	18	2x	
„	—	36	4x	
corymbosa	—	27	3x	
„	—	36	4x	
alba	—	36	4x	
canescens	—	36	4x	
douglasii	—	36	4x	
intermedia	—	36	4x	
notha	—	36	4x	
pikoviensis	—	36	4x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
salvicifolia	—	36	4x	
sinensis	—	34	—	
sorbifolia	—	36	4x	
tomentosa	—	36	4x	
ulmifolia	—	36	4x	
latifolia	—	36	4x	
billiardii	—	45	5x	
"	—	54	6x	
myrtilloides	—	54	6x	
septentrionalis	—	54	6x	

Salicaceae Mirb. — Ивовые

Populus L. — тополь	19	—	—	
alba	—	38	2x	
"	—	57	3x	
canescens (alba x tremula)	—	38	2x	
"	—	57	3x	
nigra	—	38	2x	
"	—	57	3x	
tremuloides	—	38	2x	
"	—	57	3x	Buijtenen et al., 1957, 1958; Einspahr et al., 1963
tremula	—	38	2x	
tremula gigas	—	57	3x	Бакулин, 1966 [109] и др.
tremula	—	76	4x	Скращиванием 2x x 3x (Bergström, 1940)
balsamifera	—	38	2x	
"	—	57	3x	Gomes, 1944
tacamahaca	—	38	2x	
"	—	76	4x	
Salix L. — ива	19; 22	—	—	Многие авторы в настоящее время считают, что ивовым свойственно одно основное число хромосом (x = 19)
daphnoides	19	38	2x	
"	—	57	3x	
sericeana	19	38	2x	
"	—	38, 38+ +1—4B	—	Кариотип с добавочными хромосомами
triandra	19	38	2x	
"	19	57	3x	
"	22	44	2x	
"	—	88	4x	
humboldtiana	19	38	2x	
humboldtiana x babylonica	—	57	3x	Естественные триплоидные гибриды (Hunziker, 1962)

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
humboldtiana × alba	—	57	3x	
chilkoana	19	57	3x	
alba	19	38	2x	
"	—	57	3x	
"	—	76	4x	[127]
caprea	19	38	2x	
"	19	57	3x	Единичный экземпляр
"	—	76	4x	
caprea × cinerea	—	57	3x	Искусственный гибрид (Бреславец, 1963)
amygdalina	19	38	2x	
"	—	76	4x	
"	22	44	2x	
"	—	88	4x	
aurita	19	38	2x	
"	—	76	4x	
bakko	19	38	2x	
"	—	76	4x	
bonplandiana	—	42	—	
sachalinensis	19	38	2x	
"	—	≈ 48	—	
pedicellaris	19	38	2x	
pedicellaris var. hypoglauca	—	76	4x	
pentandra	19	57	3x	
"	—	76	4x	
lapponum	19	38	2x	
"	—	76	4x	
dasyclados	19	38	2x	
"	—	57	3x	
"	—	76	4x	
"	—	114	6x	
fragilis	19	38	2x	
"	—	76	4x	
"	—	114	6x	
phylicifolia	19	38	2x	
"	—	114	6x	
"	22	88	4x	
caprea × phylicifolia (=bi-color)	22	88	4x	
hastata	—	≈ 100	—	
myrsinites	19	38	2x	
"	—	76	4x	
"	—	95	5x	
"	—	152	8x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
"	—	190	10x	
glauca	19	76	4x	
"	—	95	5x	
"	—	114	6x	
"	—	152	8x	
"	—	79, 81, 102, 115, 176	—	
aegyptiaca	19	76	4x	
amerinoides	19	76	4x	
arctophila	—	≈ 76	—	
argyrocampa	19	76	4x	
atrocinerea	19	76	4x	
babylonica	19	76	4x	
caesia	—	≈ 76	—	
cinerea	19	76	4x	
dahurica	19	76	4x	
gilgiana	19	76	4x	
hondoensis	19	76	4x	
lasiandra	19	76	4x	
laurina (=viminialis × caprea)	19	76	4x	
"	—	82	—	
lucida	19	76	4x	
"	22	88	4x	
caprea				
matsudana	19	76	4x	
medemii	19	76	4x	
ohsidare	19	76	4x	
polaris	19	76	4x	
pseudokoreensis var. pendula	19	76	4x	
pseudopentandra	19	76	4x	
pulchra	19	76	4x	
saxatilis	19	76	4x	
sieboldiana	19	76	4x	
siuzewii	19	76	4x	
yoshinoi	19	76	4x	
arctica	19	76	4x	
"	—	≈ 120	—	
eriocarpa	19	76	4x	
"	—	95	5x	
andersoniana	19	114	6x	
myrsinifolia	19	114	6x	
nigricans	19	114	6x	
pseudoyoshinoi	19	114	6x	

Семейство, вид	Основное число хромосом (x)	Соматическое число хромосом (2n)	Степень пloidности	Примечание
<i>retusa</i> (= <i>nummularia</i>)	19	114	6x	
<i>stipularis</i>	19	114	6x	
<i>planifolia</i>	19	76	4x	
"	—	152	8x	
<i>borealis</i>	19	152	8x	
<i>dasycladoides</i> (= <i>nigricans</i> × <i>philicifolia</i>)	19	152	8x	
<i>hidewoi</i>	19	152	8x	
<i>reinii</i>	19	152	8x	
<i>superlaurina</i>	19	152	8x	Искусственный октоплоидный аллоплоид
<i>callicarpaea</i>	19	190	10x	
<i>cordifolia</i>	19	190	10x	
Tiliaceae Juss. — Липовые				
<i>Tilia</i> L. — липа	41	—	—	
<i>amurensis</i>	—	164	4x	
<i>insularis</i>	—	164	4x	
<i>maximowicziana</i>	—	164	4x	
<i>tuan</i>	—	164	4x	
Ulmaceae Mirb. — Ильмовые				
<i>Ulmus</i> L. — вяз, ильм, берест	14	—	—	
<i>americana</i>	—	28	2x	
"	—	56	4x	
<i>fulva</i>	—	28	2x	
"	—	30	—	
<i>glabra</i> (= <i>scabra</i>)	—	28	2x	
"	—	42	3x	
"	—	56	4x	
<i>pumila</i>	—	28	2x	
"	—	30	—	
<i>turkestanica</i> (= <i>densa</i> var. <i>bubyriana</i>)	—	56	4x	

Наряду с кратными основному набору числами хромосом, характерными для ди- и полиплоидов, в табл. 17 фигурируют и анеуплоидные типы. В ряде случаев они приурочены к определенным видам, а факт их наличия свидетельствует или об ошибках при подсчете хромосом, или об эволюционной значимости анеуплоидов.

Следует отметить, что при отдаленной гибридизации разнохромосомных видов шелковицы в сочетании с экспериментальной полиплоидией синтезированы варианты со следующими степенями пloidности: 5x, 6x, 7x, 8x, 9x, 10x, 11x, 12x, 15x и 17x [29]. Таким образом, при

составлении табл. 17 нами были добавлены недостающие звенья полиплоидного ряда этого рода.

Плоидность сложных межвидовых гибридов (аллополиплоидов) ивы представлена следующим рядом: $2x$, $3x$, $4x$, $6x$, $8x$, $12x$ и $19x$. В сравнении с этим у тополя в природе встречаются только триплоидные, а в единичных случаях тетраплоидные расы (см. табл. 17).

* * *

Приведенные выше таблицы ни в коей мере не исчерпывают всего многообразия полиплоидных, анеуплоидных и гибридных видов и форм лесных деревьев и кустарников, обнаруженных и описанных к настоящему времени. Более исчерпывающие сведения изложены в справочнике "Хромосомные числа цветковых растений". Тем не менее приведенный материал иллюстрирует, с одной стороны, сравнительное значение полиплоидии в эволюции и микроэволюции различных родов и видов древесных растений, а с другой — может быть использован в работах по кариосистематике и экспериментальной полиплоидии этой группы организмов. В последнем случае при выборе объектов необходимо учитывать, является ли данное растение (вид, форма или клон) полиплоидом или отдаленным гибридом и имеет ли место явление полиплоидии в пределах рода или семейства, к которому относится намеренный к исследованию вид.

Анализируя данные табл. 16 и 17 с позиций проблемы охраны растительного мира, можно высказать следующие соображения.

Редкие и исчезающие виды растений, заносимые в Красные книги, должны независимо от таксономического ранга характеризоваться и по показателю чисел хромосом. Этот показатель, по нашему мнению, следует включать в рубрику "Значение таксона в сохранении генофонда" и одновременно указывать, является ли данный вид диплоидом или же он относится к категориям поли- или анеуплоидов, отдаленных гибридов с удвоенным (умноженным) числом хромосом. Желательны также сведения о наличии в пределах диплоидного вида полиплоидных форм и циторас, различающихся по числам хромосом, а также спонтанных мутантов (генных и хромосомных). Только такая всесторонняя характеристика редкого или находящегося на грани исчезновения вида позволит правильно организовать охрану всего его внутривидового разнообразия.

Из числа видов древесных и кустарниковых растений, занесенных в Красную книгу СССР, некоторые являются полиплоидами или же имеют в своем составе полиплоидные ряды форм или расы с разным числом хромосом (циторасы), на что не указывалось в Красной книге. К таким видам относятся тетраплоиды *Ilex rugosa* Fr. Schmidt — падуб морщинистый ($2n = 4x = 40$), *Crataegus tournefortii* Griseb. — боярышник Турнефора ($2n = 4x = 68$) и *Prunus darvasica* Temberg — слива дар-

вазская ($2n = 4x = 32$), а также гексаплоидный вид *Myrica gale* L. — восковница обыкновенная, болотный мирт ($2n = 6x = 48$). Вид *Alnus subcordata* С. А. Мей. — ольха почтисердцевидная, также занесенный в Красную книгу СССР, представлен полиплоидным рядом (см. табл. 17), включающим формы с $2n = 28$ ($2x$), 42 ($3x$) и 56 ($4x$) хромосомами. Обнаружен также триплоидный гибрид *subcordata* × *incana* (Larsen, 1956).

Полиплоидные ряды форм характерны и для таких видов, занесенных в Красную книгу, как *Populus balsamifera* L. — тополь бальзамический и *Quercus dentata* Thunb. — дуб зубчатый. У тополя бальзамического этот ряд представлен формами с $2n = 2x = 38$ (преобладающее число), $2n = 3x = 57$ и $2n = 4x = 76$ хромосомам, а у дуба зубчатого соответственно $2n = 2x = 24$ (преобладающее число) и $2n = 4x = 48$. *Platanus orientalis* L. — платан восточный, или чинар, включает циторасы с $2n = 14$, 16 и 42 хромосомами, а *Pinus densiflora* Siebold — сосна густоцветковая, могильная в основе имеет диплоидное число хромосом, равное 24 ($2n = 2x = 24$). Однако и у этого вида выявлено дерево, характеризующееся тетраплоидным набором хромосом ($2n = 4x = 48$) (Zinnai, 1952).

В гл. II указывалось на адаптивную роль преобразований на уровне изменений чисел хромосом (мутаций генома). К этому можно еще добавить, что исследованиями Н. А. Бородиной [10] выявлена положительная реакция полиплоидов некоторых древесных растений на экстремальные условия.

Не исключено, что повышение способности к развитию защитных реакций у полиплоидов будет в какой-то степени обуславливать спонтанный отбор толерантных к загрязняющим окружающую среду факторам генотипов [119]. Однако решение этого вопроса — дело будущего.

ОХРАНА И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНОФОНДА И РЕДКИХ ГЕНОТИПОВ

Сохранение генетического фонда лесных деревьев и кустарников, соответственно и редких генотипов (составляющие генофонда), осуществляется на основании "Положения о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР" в естественных (природных) условиях произрастания, коллекционных культурах и архивах клонов. Изучаются также возможности использования специальных хранилищ для сохранения ценной геноплазмы древесных растений.

В естественных лесах выделяются так называемые лесные генетические резерваты, которые являются основной формой сохранения и поддержания наследственного потенциала наиболее важных видов, подвидов, экотипов и отдельных популяций древесных пород. Назначение генетических резерватов — получение высококачественного генетического материала для повышения продуктивности лесов будущего. В генетические резерваты могут быть также включены участки полезащитных насаждений и наиболее ценные посадки лесных культур из экзотических пород. В районах интрогрессивной гибридизации в состав резерватов включаются исходные виды и их гибриды.

Отдельные насаждения и деревья (уникальные, эталонные, элитные, плюсовые) также подлежат охране в естественных условиях с целью последующего использования в селекционно-генетических работах. В одинаковой мере это должно распространяться, по нашему мнению, на насаждения, вегетативные клоны и отдельные экземпляры деревьев с редкими генотипами.

При невозможности обеспечения охраны особо ценных или спорадически встречающихся генотипов в природных условиях их сохраняют в коллекционных культурах, лесосеменных плантациях и архивах клонов, которые в ряде случаев именуют генофондовыми или семенными садами (в соответствии с английским названием *Seed orchards*). К объектам такой охраны относятся редкие и исчезающие виды и популяции, а также уникальные (редкие) генотипы, представленные отдельными экземплярами или их небольшими группами.

В настоящее время наряду с охраной генофонда в естественных условиях произрастания разработаны, как указывалось выше, способы сохранения ценных генотипов (в виде семян, пыльцевых зерен, меристем и других зачатков растений) в искусственных условиях [16]. Однако применительно к лесным деревьям этот метод еще недостаточно изучен. Сейчас начаты работы по созданию банков геноносителей некоторых растений, например основных полевых культур [94]. В этих банках для

обеспечения надежного и длительного хранения коллекций организуются специальные генохранилища.

Определенный интерес представляет способ сохранения растительного мира от загрязняющих веществ: отбор в природных популяциях толерантных и устойчивых генотипов и их изучение. Использование этих генотипов в качестве исходного материала открывает новое направление в лесной селекции — селекцию на толерантность к антропогенным факторам.

Рациональное использование таких редких генотипов лесных древесных пород, как спонтанные полиплоиды, мутации и гибриды, должно предусматривать дальнейшую селекционную работу с ними, их районирование и разработку способов массового размножения для непосредственного внедрения в производство. В частности, тетраплоидные формы лиственных древесных пород следует использовать в качестве компонентов гибридизации с обычными диплоидными растениями при свободном опылении для получения триплоидного, ценного в хозяйственном отношении потомства.

Охране генофонда, а также улучшению видов лесных древесных пород должна предшествовать инвентаризация лесов и лесонасаждений СССР по единой программе и методике.

Так, программа, намеченная В. А. Драговцевым (Методы анализа внутривидовой изменчивости в лесных популяциях и методы прогноза эффективности аналитической лесной селекции — М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1973. — 81 с.), предусматривает составление в масштабе страны карты лесов СССР с нанесенными на ней главными селекционно-генетическими (и лесоводственными) параметрами популяций. Эта программа намечает также разработку схем и планов организации семенных плантаций, лесных генетических резерватов, коллекционных культур и архивов клонов, структура которых должна зависеть от характеристики генофонда популяций, а при генетико-селекционной инвентаризации — использование аэрофотосъемки, машинных алгоритмов анализа цифрового материала, специальных экспедиций в наиболее важные географические районы страны и др.

Указанная программа рассчитана на выявление высокопродуктивных популяций лесных древесных растений, которые оцениваются в первую очередь по количественным признакам. В сравнении с этим редкие генотипы следует характеризовать наряду с количественными и качественными морфологическими характеристиками и некоторыми специфическими генетическими показателями (числом хромосом, особенностями кариотипа, аллельным составом ферментов, характером наследования в потомстве), поэтому их идентификация включает необходимость использования анатомо-морфологических, кариологических, биохимических, желательнo электронно-микроскопических и других методов.

Для выделения лесных генетических резерватов в первую очередь рекомендуется использовать: леса заповедников, национальных и природных парков, заповедных лесных участков, заказников; леса, имеющие научное или историческое значение; леса других категорий зашитности, в которых допускаются только рубки ухода за лесом, санитарные рубки и другие мероприятия, предусматривающие поддержание чистоты генофонда.

Заповедники предназначены для сохранения природных ресурсов и исключены из хозяйственного пользования, поэтому в них лучше всего обеспечивается сохранение генофонда охраняемых видов или популяций растений.

Национальные и природные парки также служат целям сохранения естественного генофонда со всеми его вариациями, поскольку в них ограничена хозяйственная деятельность, а благодаря большим площадям на их территории значительно уменьшена возможность миграции генов [57]. Некоторые специалисты [139] считают, что сохранение "угрожаемых" видов возможно путем использования национальных парков и создания широкой сети резерватов.

Заказники, в частности лесные, представляют собой охраняемые территории меньшей площади, чем парки, и создаются для защиты и воспроизводства ценных и редких видов, некоторых форм деревьев. По времени действия заказники делят на временные (до 10 лет) и сезонные (на несколько месяцев).

При отсутствии в данном природно-климатическом районе заповедных территорий генетические резерваты в случае необходимости могут быть выделены в лесах первой и даже второй и третьей групп с отнесением их в установленном законодательном порядке к категории "леса, имеющие научное или историческое значение" или к особо защитным участкам леса.

Метод выделения лесных генетических резерватов наиболее эффективен в отношении охраны генофонда потому, что в этом случае сохраняются или целые популяции, или их основные элементы. В проблеме же сохранения генофонда популяций, особенно редких, актуальной является необходимость их размножения, что может быть обеспечено только в пределах территории генетических резерватов.

За основу выделения генетических резерватов, по данным С. А. Мамаева и А. К. Махнева [62], принимаются популяции или группы популяций, генофонд которых необходимо поддерживать неограниченное время без вмешательства человека, т. е. сохранять. В связи с недостаточной изученностью размеров популяций разных видов лесных древесных растений для практических целей целесообразно использование лесосеменного районирования СССР; размер лесного генетического ре-

зервата, включающего группу популяций или отдельную популяцию, условно должен быть равен территории лесосеменного района.

Следует отметить, что популяция в интерпретации названных авторов рассматривается наряду с микроэволюционной значимостью как функционально и территориально единый и относительно стабильный комплекс микропопуляций (ценопопуляций) с общим специфическим генофондом. При этом предполагается, что ценопопуляции (группы особей, приуроченные к определенным экотопам и фитоценозам) — это сравнительно короткоживущие структуры, которые возникают и исчезают в результате лесовосстановительных и других процессов в лесных сообществах. Предполагается также, что самовосстановление ценопопуляций, особенно в экстремальных условиях, не может быть гарантировано.

Объем и границы популяций определяются совокупностью естественно-исторических и экологических свойств вида. Наиболее четко границы популяций выражены на вертикальном профиле высокогорий, в болотистых местностях, лесотундре и др. В равнинных условиях умеренной зоны эти границы "размыты".

Максимальный объем популяций характерен для относительно молодых и филогенетически прогрессирующих видов, например березы повислой, или для видов с широкой экологической амплитудой (сосна обыкновенная). Минимальный объем популяций наблюдается у стено-топных видов, в частности берез секции *Nanae*. Площадь резерватов должна увеличиваться у древесных пород, имеющих высокий уровень генного обмена (легко распространяющих семена и пыльцу).

Многие специалисты придерживаются мнения, что наиболее действенными мерами для охраны редких видов (и редких генотипов — *авт.*) является сохранение их в ненарушенных природных условиях — на территориях заповедников и заказников [49, 98 и др.]. В настоящее время на территории Карельской АССР имеется, например, 9 ботанических (лесных) заказников общей площадью 15 000 га [98], которые созданы для охраны редких древесных пород или высокопродуктивных насаждений карельской березы, ольхи черной, лиственницы. Первый в республике ботанический заказник "Сортавальский" площадью 100 га был организован в 1978 г. Половину его территории сейчас занимают дендропарк с редкой коллекцией интродуцентов и плодовый сад.

Однако в связи с возрастающим объемом поступления в биосферу Земли загрязняющих веществ антропогенного характера, обладающих мутагенной и канцерогенной активностью, функции заповедников и других заповедных территорий значительно расширяются. Кроме обеспечения сохранения генофонда и генетического разнообразия живых существ, возникает необходимость осуществления генетического мониторинга за объектами охраны, особенно за редкими и исчезающими видами, популяциями и генотипами.

В этом отношении представляют интерес работы Е. Ф. Молчанова и

др. на территории Ялтинского горно-лесного государственного заповедника [112]. В своих исследованиях они исходят из той рабочей гипотезы, что на данном этапе ограничиваться тестированием мутагенов среды недостаточно, надо знать характер и размеры их влияния на наследственный аппарат. В качестве индикатора эффекта загрязнения (тест-объекта) впервые ими была использована пыльца хвойных пород. При этом выявлены нарушения репродуктивных процессов, новообразования мутагенной природы в пыльце сосновых, а также гомозиготные рецессивные мутации у тисовых, таксодиевых и кипарисовых, вызывающие у них явление, подобное мужской стерильности у покрытосеменных растений. Такой подход позволяет разработать практические приемы повышения жизнеспособности семян у реликтовых растений Крыма [112].

В "Положении о выделении..." указаны нормативы размеров лесных генетических резерватов для различных лесных древесных пород. Наибольшая площадь (до 1500 га) предусмотрена для редких и исчезающих видов, которые должны полностью включаться в лесной генетический резерват. Однако размеры резерватов в районах, где наблюдается интрогрессивная гибридизация, к сожалению, не указываются.

Известно, что интрогрессивные гибриды произрастают на огромных площадях, в тысячи и миллионы квадратных километров, и представляют разнообразные сочетания родительских детерминант (генетических факторов). Поэтому выбор площади лесного генетического резервата, включающей все многообразие генотипов, имеет большое значение в охране генофонда популяций гибридного происхождения.

Нам представляется целесообразной реализация принципа жесткой резервации заповедных территорий и соответственно лесных генетических резерватов. Только при абсолютном заповедании значительных площадей территорий могут быть сохранены коренные полночленные экосистемы как объекты регионального и глобального мониторинга [35]. В одинаковой мере это правомочно и в отношении тех редких генотипов, которые мы рассмотрели.

В последние годы исследования по отбору и изучению лесных генетических резерватов все более активизируются. В частности, по данным В. К. Кириенко и М. Х. Хатукай, в Красноярском крае на площади 560 га в зоне оптимума произрастания дубов выбран коренной лесной массив, представляющий ценный генофонд дубов черешчатого и скального, их гибридов и морфоформ (по-видимому, мутантов) [111]. Этот массив паспортизирован как генетический резерват.

В Латвийской ССР общая площадь лесных генетических резерватов 4,9 тыс. га [80]. Сохранение генетического фонда древесных пород в республике осуществляется следующими способами: выделением плюсовых насаждений (204 га) и эталонных кварталов (13,6 тыс. га), созданием лесосеменных плантаций, клоновых архивов, банков семян и т. д.

А. Г. Сабеев и В. А. Олисаев сообщили о выделении в Северо-Кавказском регионе в 1981—1983 гг. 14 генетических резерватов бука и

пихты общей площадью 679 га с колебаниями площади отдельных резерватов от 10 до 110 га [110]. Лесные генетические резерваты созданы и в системе Львовского лесотехнического института, например Немировский пихтовый резерват (Горошко, Микулин, 1986), Винницкой лесной опытной станции УкрНИИЛХа (Ильин, Тшук, 1986), Украинского НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г. Н. Высоцкого (Молотков и др., 1986), на территории Карпатского государственного национального парка (Побережник и др., 1986) и др.

2. СОХРАНЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ НАСАЖДЕНИЙ И ДЕРЕВЬЕВ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Данный метод предусматривает сохранение отдельных особо ценных насаждений и деревьев в природных условиях для последующего использования их в селекционно-генетических работах. К категории охраняемых относят и насаждения редких видов древесных растений, занесенных в Красные книги.

С помощью этого метода сохраняют плюсовые деревья, которые отбирают для селекционных и семеноводческих целей по показателям быстроты роста, очищаемости от сучьев, смолопродуктивности, техническим и декоративным свойствам древесины, а также эталонные и элитные деревья. При использовании этого метода возможно также сохранение уникальных генотипов — спонтанных полиплоидов (отдельных особей и их вегетативных клонов), мутаций, гибридов и др.

К числу охраняемых объектов можно отнести и семенные насаждения (участки), которые выделяются в природных условиях для целей сбора шишек, плодов и черенков. Среди них различают две категории участков, закладываемых в лучших насаждениях, — постоянные и временные. Первые используют постоянно с целью получения посевного и посадочного материала, вторые — до момента их рубок. Однако до этого необходимо собрать с них семена для создания новых лесных культур.

Организация спелых и зрелых лесосеменных плантаций должна предшествовать, по мнению Л. Ф. Правдина и В. П. Яркина, порайонная генетико-селекционная инвентаризация популяций и отдельных деревьев и выделение лучших из них (семенных заказников) для получения семян [74]. По отношению к хвойным породам данный способ неприемлем, поскольку у них семена легко разносятся ветром. Далее осуществляется закладка и формирование двух типов лесосеменных участков — постоянных и временных. При этом постоянные лесосеменные участки создают равномерным изреживанием молодняков искусственного и естественного происхождения. Кроме того, для заготовки семян используют лесосеки высокопроизводительных насаждений. В качестве конкретного примера можно указать на постоянные лесосеменные участки дубов черешчатого, скального, пушистого и Гартвиса в лесах Красно-

дарского края на площади 2903,34 га (Кириенко, Хатукай, 1983). При их закладке в первую очередь отбирали обильно и регулярно плодоносящие, а также интенсивно цветущие деревья.

Разновидностью анализируемого метода можно, на наш взгляд, считать и исследования в области реинтродукции (восстановлении численности) редких и исчезающих видов растений, т. е. возможность их сохранения в искусственно сформированных растительных, в том числе и лесных, сообществах [33, 116]. Достоинства этого метода заключаются в самовоспроизводимости популяций и отсутствии постоянного трудоемкого ухода за растениями, который имеет место в их культуре.

В то же время сохранение в естественных условиях отдельных ценных деревьев — малоапробированный метод [62]. Его можно использовать при отсутствии возможностей переноса особо ценных особей или их групп в культуру, а также в том случае, если они могут сохраняться только в условиях специфического экотопа.

3. КОЛЛЕКЦИОННЫЕ КУЛЬТУРЫ, ЛЕСОСЕМЕННЫЕ ПЛАНТАЦИИ И АРХИВЫ КЛОНОВ

Коллекционные культуры создают с целью сохранения редких и исчезающих видов и популяций растений, а также особо ценных или спорадически встречающихся генотипов при невозможности обеспечения их охраны в природных условиях. В числе объектов охраны с помощью коллекционных культур должны быть и все виды древесных растений, занесенные в Красную книгу СССР и Красные книги союзных республик, редко встречающиеся экотипы и разновидности, ценные формы, плюсовые, элитные деревья и др. Кроме того, к категории коллекционных относят географические и экологические испытательные лесные культуры, а также культуры интродуцентов и архивы клонов.

Географические и экологические культуры предназначаются для анализа генетической variability вида и получения характеристик его климатиков и экотипов, с их помощью представляется возможным использование естественного генофонда лесных древесных растений.

Архивы клонов — специальные клоновые посадки, созданные с целью сохранения уникальных генотипов, представленных отдельными особями и необходимых для селекционной работы и биологических исследований.

Для производства семян древесных пород с улучшенными качествами организуют постоянные семенные плантации, которые могут быть клоновыми. Их создают вегетативным размножением плюсовых, элитных и других ценных деревьев или же сеянцами, полученными из семян с этих деревьев.

Основной способ сохранения ценных и уникальных генотипов в коллекционных культурах, семенных плантациях и архивах клонов — веге-

тативная репродукция (в крайнем случае — семенное размножение).

КОЛЛЕКЦИОННЫЕ КУЛЬТУРЫ. Коллекционные культуры, как правило, создают в сети научно-исследовательских учреждений, в заповедниках, специализированных семенных и опытно-показательных предприятиях сферы лесного хозяйства, ботанических садах, дендрариях и т. д.

Создание коллекционных (популяционных) культур — удобный, широко используемый, а в ряде случаев единственный метод сохранения редких генотипов. Однако он имеет ряд недостатков в виде трудностей — культивирования, возможностей образования помесей, пониженной устойчивости в искусственной культуре и др. [61]. Тем не менее этот метод получает все большее развитие в решении проблемы охраны генофонда и в лесной селекции.

Ботанические сады и дендрарии как объекты охраны генных ресурсов в объеме вида имеют гораздо меньшее значение, чем лесные генетические резерваты. Однако при создании коллекционных культур в целях сохранения отдельных генотипов они вполне отвечают своему назначению. Недостатком деятельности ботанических садов в области сохранения генофонда является то, что свои коллекции редких и исчезающих видов (и генотипов) они зачастую создают из семян, собранных не в природных популяциях, а полученных в результате обмена с другими ботаническими садами. Кроме того, охраняемые растения в ряде случаев выращиваются в экологических условиях, резко отличающихся от типичных условий произрастания данного вида.

Интродукция растений тоже становится методом сохранения генофонда и его отдельных элементов. При интродукции возможно всестороннее изучение биологии, экологии и хозяйственной ценности редких видов без нарушения естественной структуры их популяций [60].

Коллекционные культуры спонтанных триплоидов осины. После обнаружения спонтанных триплоидных осин встал вопрос о создании их коллекционных культур и последующем массовом размножении преимущественно вегетативным способом.

В результате исследований было установлено, что исполинская осина легко размножается корнями и кусочками корней (корневыми черенками), корневыми отпрысками, отводками, прививкой, а иногда зимними стеблевыми черенками, поэтому в качестве исходного материала при создании коллекционных культур осины было рекомендовано использовать отобранные в природе корнеотпрысковые клоны (Яблоков, 1949, 1963; Иванников, 1959).

Размножение осины корнями осуществлялось в грунте, теплицах и парниках. Корневые отпрыски отбирали непосредственно в естественных условиях. На первом этапе нужно было получить несколько сотен или тысяч экземпляров с целью дальнейшего их использования в лесхозах для закладки первых маточных плантаций и последующего производственного размножения.

В процессе дальнейших исследований было показано, что размножение осины кусочками корней — довольно сложный и трудоемкий процесс и в практику лесного хозяйства рекомендовать его нецелесообразно [109].

Наиболее перспективным был признан разработанный в Польском институте лесного хозяйства комбинированный способ размножения осины одновременно корневыми и зелеными недревесневыми черенками. В этом случае корневые черенки длиной около 5 см и диаметром 2—6 мм высаживают так, чтобы верхний конец был выше уровня земли на 1 см. Когда выросшие из черенков побеги достигают высоты 10—20 см, из них заготавливают зеленые черенки, которые хорошо укореняются без применения стимуляторов роста.

При испытании описанного способа были получены положительные результаты [109], однако с точки зрения сохранения генетической чистоты были выявлены и недостатки этого способа: оказалось, что при выкапывании в лесу корней не всегда есть гарантия получения материала от определенного дерева. Поэтому размножение ценных форм осины стеблевыми черенками считается более надежным способом, который, однако, требует разработки специальных приемов укоренения. Например, в Чехословакии стеблевые черенки осины укореняют в теплицах в особых стаканчиках из мха (Яблоков, 1963).

В отличие от осины многие виды и сорта черных и багрямических тополей относительно легко размножаются зимними и зелеными стеблевыми черенками (Яблоков, 1963). Это следует учитывать при разработке способов размножения спонтанных триплоидов и полиплоидов другой степени пloidности указанных видов тополей.

Доказана возможность сохранения ряда редких древесных растений, обитающих в Восточном Закавказье и занесенных в Красные книги СССР и Азербайджанской ССР, с помощью искусственных посадок (культур) [102]. К их числу относятся ольха почтисердцевидная, платан восточный, или чинар, сосна зльдарская и др.

Выявлено, что платан восточный успешно возобновляется корневыми отпрысками, которых у отдельных деревьев в возрасте 700—800 лет может быть до 236—240. Это свидетельствует о большой жизнеспособности данного вида, несмотря на его глубокую древность.

Сосна зльдарская, представленная сначала в виде единственной рощи площадью 300 га на северо-западе Азербайджана, в настоящее время используется в силу ее декоративности в озеленении городов Ашхабада, Душанбе, Баку, Тбилиси и др. С 1968 г. ее начали интродуцировать в Болгарии, и сейчас искусственные леса сосны зльдарской, выращенные на сильно эродированных горных склонах в районе Санданско-Петрички, занимают большие площади [66]. Отмечена исключительная засухоустойчивость этой сосны.

ЛЕСОСЕМЕННЫЕ ПЛАНТАЦИИ. Создание специализированных семенных плантаций явилось следующим этапом развития лесного се-

меноводства и преследовало цели не только повышения продуктивности лесов, но и одновременно их охраны.

Семенные плантации представляют собой искусственные насаждения из высаженных по специальной схеме растений, являющихся семенным или вегетативным потомством отобранных в естественных условиях или культуре плюсовых деревьев, которые обладают комплексом хозяйственно ценных особенностей.

Создают лесосеменные плантации для получения в течение всей жизни материнских деревьев сортовых, элитных и гибридных семян с определенными наследственными свойствами и высокими посевными качествами для выращивания высокопродуктивных (по общей массе) и высококачественных (по древесине) древостоев. Их организуют в специализированных семенных хозяйствах, а также в лесхозах и леспромах. Размеры лесосеменных плантаций зависят от потребности в семенах обслуживаемого хозяйством лесосеменного района.

Лесосеменные плантации семенного происхождения закладывают сеянцами, выращенными из семян плюсовых деревьев. Лесосеменные плантации вегетативного происхождения создают посадкой саженцев, полученных прививкой или укоренением черенков.

На плантациях используют в основном свободное переопыление, хотя возможно искусственное доопыление или контролируемые принудительные скрещивания.

По характеру специализации различают лесосеменные плантации общего назначения, созданные потомством плюсовых деревьев, и гибридно-семенные плантации — для массового получения гибридных семян от внутри- и межвидовых скрещиваний. Существуют также лесосеменные плантации второго и последующего порядков, которые создают потомством плюсовых или маточных семенных деревьев после проверки их на элитность и комбинативную ценность. Такие плантации называют элитными или суперэлитными.

Со времени организации специализированных лесосеменных плантаций лесная селекция вступила в новый, более совершенный этап своего развития. Последнее объясняется тем, что при организации лесосеменных плантаций черенки с наиболее обильно плодоносящих вершин высоких деревьев прививаются или укореняются, продолжая плодоношение. Таким образом, они становятся доступными для последующей работы, связанной с искусственной гибридизацией, сбором семян и т. д.

Организация лесосеменных плантаций проводится на генетико-селекционной основе. Такое направление обеспечивает сохранение лучшего генофонда на неопределенно долгое время и отвечает задачам охраны природы.

Одним из видов лесосеменных плантаций являются клоновые семенные плантации, метод создания которых разработан Ларсеном (Larsen, 1956). В качестве примера рассмотрим организацию клонового семеноводства на Украине [68]. В процессе реализации клонового се-

меноводства отобранные плюсовые деревья размножают путем прививок для создания архивно-маточных и семенных плантаций. В архивно-маточных плантациях клоны располагаются отдельными рядами. В клонových семенных плантациях деревья одного клона высаживают на возможно большем расстоянии друг от друга для обеспечения перекрестного опыления. При создании клонových семенных плантаций важными факторами считают оптимальную технологию прививок, а также количество и размещение клонов, обеспечивающих в максимальной мере перекрестное опыление.

В отношении количества клонов на семенной плантации мнения разных исследователей не совпадают. Они считают, что для создания семенных плантаций интродуцированных древесных пород должно быть 3—4 клона (Некрасов, 1973), другие с учетом зарубежного опыта называют цифры 15—20 и даже 30—50 [68]. Существует также мнение, что в клонových семенные плантации рекомендуется высаживать вегетативное потомство 20—30 (до 50) родительских деревьев [57]. В конечном итоге можно сделать вывод, что клонových семенные плантации, как и лесосеменные, обеспечивают сохранение только части генофонда вида или популяции.

До настоящего времени в лесном семеноводстве и охране не нашло отражение использование семян фертильных ауто- и аллополиплоидов, а также спонтанных мутантов лесных древесных пород, обладающих рядом положительных качеств (интенсивный рост, устойчивость к возбудителям болезней, декоративность и др.). В то же время тетраплоидные формы и отдельные экземпляры листовенных пород (осины, тополя, березы, ольхи и др.) могут найти применение в лесном семеноводении и лесной селекции. В этом случае их следует использовать в качестве компонентов гибридизации с обычными диплоидными растениями для получения триплоидного потомства. Для этой цели тетраплоиды целесообразно размножать с помощью прививок по типу плодовых садов на специальных семенных плантациях, где они будут высаживаться через один ряд одновременно с диплоидами (Линдквист, 1958). Тетраплоиды могут быть использованы и для выведения новых продуктивных гибридов как компоненты скрещивания с другими видами древесных пород.

Существует мнение, что путь получения исполинских триплоидов через экспериментально созданные тетраплоиды довольно длительный и проще получать триплоиды, используя найденные в природе спонтанные тетраплоиды. В связи с этим очень важными следует считать поиски в лесах нашей страны полиплоидных форм (Картель, Манцевич, 1970). С этим можно согласиться, но только с оговоркой, что исполинские (триплоидные) формы и экземпляры листовенных пород встречаются в природе гораздо чаще, чем тетраплоидные. Однако при скрещивании триплоидов с диплоидами в потомстве могут быть найдены (правда единичные) тетраплоиды со сбалансированным числом хромосом. Их то и можно использовать в лесосеменных хозяйствах для получения три-

плоидных семян, а также для создания промышленных плантаций ипольинских осины, тополей, берез и т. д.

Здесь уместно сказать об экспериментально подтвержденной эффективности применения в лесной генетике и селекции возможностей так называемых "пониженных" чисел хромосом (Larsen, 1956), что имеет известные перспективы в работе с хвойными древесными породами, в частности с сосной. Выявление в природе или экспериментальное получение гаплоидов в сочетании с дальнейшим удвоением их хромосомных наборов может привести к формированию организмов, обладающих не только восстановленной плодовитостью, но и свойствами гетерозиса. Однако для разработки мероприятий (в том числе и семеноводческих) в области практической реализации этого явления нужны специальные исследования.

В настоящее время разработан относительно простой (апробированный на 50 видах растений) способ получения из пыльцы и пыльников гаплоидных растений или гаплоидных каллусов, однако и в этом случае необходимо удвоение хромосомного набора гаплоидов методом колхиплоидии.

АРХИВЫ КЛОНОВ. Архивы клонов (вегетативные потомства отдельных растений), или живые архивы, представляют собой хранилища генофонда не только плюсовых по скорости роста и качеству ствола деревьев, но и интересных мутаций, гибридов, полиплоидов и др. Наряду с функциями охраны архивы клонов целесообразно создавать с целью проверки селекционируемых генотипов. Они дают также ценный материал для анализа наследственности и вариабельности отдельных признаков.

В отличие от клоновых семенных плантаций в архивах клонов (клоновых архивах) рекомендуется размножать не более 4—6 особей.

В проблеме создания архивов клонов важное место занимает разработка технологии и выявление сроков прививок древесных пород в конкретных условиях, а также характер влияния подвоя на привой. В результате получено много интересных методических данных, которые могут быть основой для аналогичных исследований.

В частности, в условиях Украины лучшими способами прививок при создании архивно-маточных плантаций были следующие: у сосны обыкновенной — прививка вприклад сердцевинной на камбий (у тонких черенков — вприклад камбием на камбий); у дуба — способ прививки "в мешок", который можно делать на высоком штамбе, а место прививки не следует засыпать землей (повышению приживаемости привитых черенков при данном способе способствует использование полиэтиленовых пакетов, которые защищают их от высыхания); для лиственницы — улучшенная копулировка и вприклад камбием на камбий; для ели — врасщеп через верхушечную почку; для бука — улучшенная копулировка и т. д. [68].

В условиях Краснодарского края наиболее эффективным мето-

дом прививки дуба В. К. Кириенко и М. Х. Хатукай считают внутривидовую летнюю прививку "в мешок" на высоком штамбе; приживаемость в этом случае достигает 70 % [111].

Анализ характера взаимоотношений подвоя и привоя в большинстве случаев свидетельствует об отсутствии влияния компонентов друг на друга. Исследованиями А. Ю. Клячко установлено, что сортовые черенки сосны, привитые на местные дички, сохраняют все характерные особенности роста и развития материнских деревьев; данное явление подтверждается не единичными наблюдениями, а многолетней практикой [74]. Установлено также, что в возрасте 13 лет прививки от плюсовых деревьев не уступали в росте контролю, и более того, из 68 рассмотренных клоновых потомств 54,5 % имели большие размерные характеристики, чем средние показатели по плантации [111].

Использование клонового вегетативного размножения известно из истории изучения спонтанной полиплоидии у лесных древесных растений. Например, обнаруженный в Дании спонтанный тетраплоид лиственницы (см. гл. II) размножали с помощью прививки, что обеспечивало его дальнейшее существование.

Для размножения экземпляра шарьинской исполинской осины, произрастающей на территории ВДНХ, мы применяли метод прививки вращеп на черенки легко укореняющегося вида тополя душистого. Прирост привоя в течение первого вегетационного периода достигал 50 см. В течение лета следующего года прививки шарьинской исполинской осины на названном виде тополя росли еще более интенсивно, давая прирост до 80 см.

Аналогичным образом мы размножали и обоянскую форму исполинской осины.

С помощью прививок на архивах клонов можно размножать не только полиплоиды древесных растений, но и их спонтанные мутации. Так, прививки черенков многоплодного дуба (мутации) на подвой обыкновенного дуба черешчатого отличались быстрым ростом, формировали развитую компактную крону, быстро и прочно срастались с подвоем [54]. На основании этого, а также вышеприведенных данных сделан вывод о перспективности многоплодной мутации в селекции дуба.

4. СОХРАНЕНИЕ ГЕНОФОНДА РАСТЕНИЙ В ГЕННЫХ БАНКАХ

В настоящее время разработаны технологические возможности сохранения генофонда растительного мира в виде семян, меристем, пыльцы и других органов, тканей и клеток, несущих генетическую информацию, в так называемых "генных банках" [16, 116]. То же возможно и в результате консервации микроорганизмов [103]. Однако исследования лесных древесных растений в этом направлении только начинаются.

БАНКИ СЕМЯН. Основным способом сохранения генетического

фонда растений в искусственных условиях в настоящее время считается длительное хранение семян (создание банков семян). В нашей стране большой опыт по длительному хранению семян зерновых, зернобобовых, овощных, технических и других культур накоплен во Всесоюзном институте растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). Первое время семена мировой коллекции Н. И. Вавилова хранились в обычных лабораторных помещениях. В дальнейшем их стали хранить в герметических сосудах при температуре около 0 °С. При этом жизнеспособность семян сохранялась дольше (в 2—3 раза) и вдвое увеличивался интервал времени между обязательными пересевами.

В 1976 г. под Краснодаром было построено Национальное хранилище семян Краснодарской проблемной лаборатории ВИР по длительному хранению семян. Это хранилище, получившее название "Генного банка", рассчитано на 400 тыс. образцов семян в пересчете на полукилограммовые контейнеры.

В Национальном хранилище семян, одном из самых крупных в мире, установлены следующие режимы хранения: в герметичной стеклянной таре при температуре $4^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ и влажности семян 2—9 %; в полузакрытой (металлической) таре при температуре $4^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$; в герметичной таре при температуре -10°C . Данная технология обеспечивает сохранение коллекционного фонда семян без пересева в течение 25—30 лет.

За последнее время банки семян организованы и в других странах — США, Японии, ГДР, ФРГ, Югославии, Скандинавских и др.

Применение семенных банков (архивов семян) возможно и по отношению к лесным древесным растениям [57], в этом случае преследуется цель сохранения генофонда и материала для будущей работы по генетическому улучшению видов и их популяционного состава. Семена отдельных деревьев, популяций и разновидностей можно сохранять в условиях, гарантирующих их всхожесть, в течение 1—3 лет и даже до 5—30 лет. Время сохранения жизнеспособности семян зависит от биологии древесной породы.

Семена собирают на хранение в годы обильного цветения, когда они содержат максимум генетической информации. Коллекция семян периодически обновляется.

Для помещения семян какого-либо вида растений в банк необходимо знать допустимую степень их высушивания. Например, некоторые семена древесных растений (цитрусовых, бука, каштана и др.) выносят только слабое подсушивание [116]. Семена березы, ели, ольхи, лиственницы и т. д. выдерживали высушивание до 6—10 % без потери всхожести [16].

Следует отметить, что хранение семян при нулевой температуре и даже при -10°C или -18°C , как это было рекомендовано группой экспертов Продовольственной программы ЮНЕСКО, не исключает возможности возникновения мутаций, окисления липидов, разрушения

мембранных структур и других аномалий, что не только снижает в конечном итоге жизнеспособность семян, но и приводит к изменению их генетического потенциала. Для исключения перечисленных явлений необходимо использовать более совершенные методы хранения генетической информации, что вполне реально на уровне современной технологии.

КРИОКОНСЕРВАЦИЯ И ЛИОФИЛИЗАЦИЯ ГЕНОМОВ. Наиболее перспективный способ консервации геномов (глубокое замораживание) получил название "криоконсервация". Разработке этого способа предшествовали разносторонние исследования устойчивости живых организмов к действию низких температур и изменений, происходящих в клетке при замораживании. В результате возникла целая наука — криобиология.

Опыты французского ученого Беккереля показали, что ряд организмов остаются живыми при глубоком замораживании, когда температура их тела приближается к абсолютному нулю (-273°C) [16].

Более конкретно криоконсервация определяется как хранение при сверхнизких температурах, обычно при температуре кипения жидкого азота (-196°C) или в его парах (при температуре около -150°C) [103].

В организмах, выдерживающих переохлаждение, не происходит образования льда. Кроме того, их клетки содержат понижающие точку заморзания вещества: глицерин, особые белки, сахара.

Криоконсервации способствует применение так называемых криопротекторов (глицерин, диметилсульфоксид, полиэтиленгликоль и др.), которые понижают точку заморзания, связывая внутриклеточную воду и защищают структуры клетки от разрушения.

Хранение в банках глубокозамороженных тканей и клеток в большинстве случаев исключает изменения в них генетического материала на клеточном и молекулярном уровнях.

Способом консервации геномов может быть также их лиофилизация или высушивание из замороженного состояния в вакууме. В результате этого лед возгоняется (сублимирует) и из клетки практически удаляется вся вода, включая связанную. Преимущества этого способа заключаются в возможности сохранения лиофилизированного материала при обычной температуре. Однако при этом не исключена возможность возникновения мутаций и хромосомных нарушений.

Криоконсервация семян. Криоконсервация семян обеспечивает наиболее долговременное сохранение их всхожести, а также практически исключает нарушения в генетическом аппарате. Технически это представляется следующим образом. Семена, помещенные в пакеты из фольги или герметичные капсулы, опускают в жидкий азот, при необходимости размораживания капсулы вынимают и погружают в водяную баню при температуре $30-40^{\circ}\text{C}$ [16].

Стэнвуд (Stanwood, 1979) сохранял в жидком азоте (-196°C)

в течение более 2 лет семена 120 видов полевых, овощных и древесных растений.

Опыты на 800 видах растений показали, что можно успешно замораживать семена кукурузы, пшеницы, риса, ржи, ячменя, овса и др., а также плодовых деревьев и древесных пород: березы, ели, ольхи, лиственницы и др.

В Отделе генетики растений Академии наук Молдавской ССР организована лаборатория идентифицированного генофонда культурных растений (Лысыков и др., 1980). Основные задачи этой лаборатории — сбор, создание, поддержание и хранение коллекций геноносителей основных полевых культур (озимой пшеницы, тритикале, кукурузы, сои и др.). Планируется организация специального генохранилища с целью хранения семян и других частей растений в различных условиях, в том числе и при низких температурах.

Во ВНИИ охраны природы и заповедного дела Госагропрома СССР совместно с Институтом биологической физики АН СССР и Институтом почвоведения и фотосинтеза АН СССР начаты исследования по криоконсервации семян некоторых однолетних растений союзной и региональной охраны [116]. Работа сопровождается определением всхожести семян на всех режимах замораживания, регистрацией морфологии проростков и т. д.

Криоконсервация меристем. Криоконсервация меристем верхушечных точек роста применяется у вегетативно размножаемых растений, у растений, семена которых не замораживаются, и у видов, оставшихся в природе или культуре в виде единичных экземпляров.

Клетки верхушечных меристем мелкие, не имеют вакуолей и относительно легко замораживаются без каких-либо повреждений. Положительным их качеством является также то, что они не содержат патогенных микроорганизмов и вирусов, а растения, выросшие из клеток меристемы, по своему генотипу полностью соответствуют материнскому растению.

В качестве криопротектора при замораживании меристем применяют диметилсульфоксид. Замораживание до -40°C осуществляют со скоростью $0,5^{\circ}/\text{мин}$, а затем образец помещают в жидкий азот. Оттаивание проводится тем же способом, что и при криоконсервации семян [16].

Важным считается процесс культивирования растительной ткани из замороженных меристем и дальнейшее получение полноценных растений. Криобанков меристем растений пока не существует. Однако имеются данные о регенерации растений 16 видов из меристем, замороженных в жидком азоте [84]. Хорошие результаты были получены в опытах с меристемой картофеля, помидоров и клубники. После размораживания удавалось получить до 70 % выживших меристем. Из них были получены пробирочные растения, которые в дальнейшем высадили в почву.

В Институте физиологии растений АН СССР уже несколько лет хранятся в азоте, меристемы 4 промышленных сортов картофеля. После

размораживания они в процессе культивирования дают плодоносящие растения. Считается, что данный метод перспективен для сохранения и размножения исчезающих видов, а также плодовых растений, размножаемых вегетативно (виноград, яблоки, груши и др.).

Криоконсервация пыльцы. Работы в направлении криоконсервации и длительного хранения пыльцы растений проводятся в Институте ботаники АН УССР [108]. В частности, установлено, что пыльца хорошо поддается глубокому замораживанию. После частичного обезвоживания в эксикаторе ее насыпают в ампулы и погружают в жидкий азот. Оттаивание пыльцы производится в теплой воде. Высевная на питательную среду после замораживания и оттаивания пыльца прорастает, образуя гаплоидный гаметофит с наследственностью мужского растения. При необходимости получения диплоидных растений в среду добавляют колхицин.

5. СПОНТАННАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ЗАГРЯЗНЯЮЩИМ АТМОСФЕРУ ФАКТОРАМ

В последние десятилетия появилось много публикаций относительно меж- и внутривидовых различий древесных пород по их реакции на загрязняющие атмосферу вещества, что можно рассматривать как эффективную возможность защиты живого от антропогенных воздействий.

Установлено, что эволюционные преобразования, приводящие к дифференциации особей естественных популяций на толерантные и чувствительные, у древесных пород по сравнению с однолетниками протекают более медленно в силу следующих причин: более длинного репродукционного цикла; многолетнего роста; прерывистого характера давления отбора, обусловленного загрязняющими атмосферу веществами, и др. В то же время чувствительные особи отдельных видов, например веймутовые сосны, могут элиминировать из лесных культур и древостоев естественного происхождения уже на протяжении одного поколения.

Намечена программа следующих работ по отбору и созданию устойчивых к загрязняющим веществам форм деревьев для целей лесоразведения и зеленого строительства [119]: селекция (отбор) устойчивых индивидов, семей или популяций; скрещивание отобранных особей для выявления устойчивых генотипов; испытание потомства отобранных и свободно опыляемых семей для выявления наследуемых типов толерантности; разработка способов массового размножения толерантных форм половым или вегетативным путем.

Однако для организации селекционной работы необходима предварительная разработка эффективных критериев отбора и оценки на толерантность. Таких критериев к настоящему времени существует несколько.

Искусственная фумигация. Толерантные деревья, отобранные в полевых условиях, проверяют посредством фумигации клонов. Для этой цели пучки хвои, высежки из листьев или черенки в лабораторных условиях подвергают действию высоких концентраций фумигантов. Те же приемы применяют по отношению к сеянцам на грядках в питомниках или специальных камерах. Данный метод был апробирован с положительным результатом на *Pinus strobus* L. В качестве теста использовалось хроническое повреждение хвои последнего рода в виде мозаичной пятнистости [134].

Изменение физиологических реакций. Установлено, что некоторые загрязняющие вещества могут вызывать подавление скорости фотосинтеза и фотодыхания у таких пород, как ель и пихта [144].

Одним из критериев устойчивости могут быть анатомические признаки, связанные с газообменом. В частности, установлено, что хвоя устойчивых к загрязнению елей имеет более толстый восковой налет, чем хвоя чувствительных экземпляров. Клоны лиственницы с "волнистой" хвоей более устойчивы, чем клоны с "прямыми" хвоинками.

Защитная реакция анатомических структур древесных растений на действие H_2S и SO_2 проявляется в том, что у устойчивых растений палисадная паренхима листа формируется в зависимости от степени развития его покровных тканей [24].

Экспресс-критерием на чувствительность и толерантность является устьичная реакция (закрывание устьиц в присутствии загрязняющих веществ). Данная методика, используемая на высечке листьев, может иметь значение для проверки действия загрязняющих веществ особенно на хвойные породы [129].

Другими физиологическими критериями степени толерантности считаются показатели роста (наличие или отсутствие подавленности роста) и репродуктивных процессов (интенсивность произрастания пыльцы, уменьшение размера шишек и процента нормально развившихся семян и т. д.).

Биохимические маркеры. Предполагается неодинаковая активность ферментов (возможно, изоферментных систем) у толерантных и чувствительных к загрязняющим веществам форм. Установлено, что у растений вида *Rumex obtusifolius* L., произрастающих в местах с более высокой концентрацией SO_2 , активность пероксидазы и других ферментов нарушается незначительно [137], т. е. происходит отбор по признаку большей устойчивости ферментных систем к загрязняющим веществам.

Изучение степени генетического контроля толерантности показало, что он колеблется от умеренного (иногда даже отсутствует) до сильного. Есть данные о наличии генетического контроля толерантности к SO_2 порядка 0,32 (по признаку длины хвои) и 0,64 (окраски хвои) у веймутовой сосны [159]. Относительно высокая верхняя гра-

нища наследуемости устойчивости к озону и SO_2 наблюдается у клонов тополя осинообразного: 0,464 для $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ и 0,624 для SO_2 [142]. В сравнении с этим у гибридных популяций сосны обыкновенной показатели контроля к O_3 колебались в относительно широких пределах (0–0,44), что свидетельствует об отсутствии или более низкой толерантности [132].

В качестве начальной схемы подбора пар в селекционной работе Д. Б. Хьюстон предлагает скрещивание между толерантными и полутолерантными, толерантными и чувствительными, чувствительными и чувствительными генотипами с последующей проверкой потомства с помощью контролируемой фумигации и в полевых условиях [119]. Отмечается также целесообразность вегетативного размножения толерантных выборок прививками, выращиванием растений из каллусных тканевых культур, зародышей и клеточных суспензий.

Предпринимаются попытки выявления возможностей арборетумов и лесных культур с участием экзотических пород для поиска форм, устойчивых к загрязнению [156]. Существует мнение, что для отбора древесных пород, устойчивых к техногенному загрязнению атмосферы, надо использовать насаждения местных и интродуцированных видов в районах с высокой загазованностью воздуха. Внутривидовые формы могут быть использованы в селекции на устойчивость. Однако больше возможностей дает межвидовая дифференциация в пределах родовых комплексов ели, бука, сосны, ясени, дуба, рябины. Выявленные в процессе инвентаризации устойчивые виды и формы целесообразно применять для выращивания посадочного материала и закладки культур с целью дальнейшего их испытания на провокационном фоне.

* * *

Описанные нами генотипы, представленные уникальными популяциями, внутривидовыми структурами (отдельными особями и их группами) и вегетативными клонами, классифицировались в соответствии с определением МСОП как редкие в силу того, что они встречаются преимущественно в небольшом количестве или на таких ограниченных территориях, что могут вскоре исчезнуть. Исключение составляют интрогрессивные гибриды, занимающие большие пространства. Однако в силу специфики и большой вариабельности их генетической структуры они, по нашему мнению, тоже должны быть причислены к категории редких генотипов.

Кроме использованных нами характеристик (морфологических, кариотипических, изоэнзимных и др.), отдельные популяции древесных растений, отличающиеся лучшей продуктивностью, устойчивостью и другими ценными свойствами, также необходимо учитывать при разработке и реализации конкретных программ по охране [62].

Охрану редких генотипов лесных деревьев и кустарников (в дальнейшем "редких генотипов") мы рассматриваем как часть общей программы охраны генофонда, поскольку они не охватывают (нерепрезентативны) всех проявлений внутривидовой генотипической изменчивости.

Для сохранения редких генотипов могут быть использованы все те возможности, с помощью которых обеспечивается сохранение генофонда вида древесных растений — создание заповедников, национальных, природных и дендрологических парков, дендрариев, заказников, ботанических садов, семенных плантаций, клоновых архивов, географических архивов семян и пыльцы и др. В то же время такие генотипы, как поли- и анеуплоиды, гаплоиды, мутации, внутри- и межвидовые гибриды, можно воспроизводить в эксперименте и таким образом сохранять. Обнаружение редких генотипов, кроме того, требует применения специальных методов, о которых шла речь выше.

Выявление описанных категорий редких генотипов отличается от принципов обнаружения плюсовых деревьев и насаждений, отбор которых осуществляется по высоким показателям количественных признаков. Следует также отметить, что плюсовые деревья, являющиеся большей частью гомозиготными и отличающимися от остальных особей популяции, не могут характеризовать ее в целом. Для более достоверной характеристики генофонда популяции лучше отбирать деревья со средними показателями [57], что и делалось в исследованиях по выявлению межпопуляционных отличий (см. гл. I).

Данные в области изучения роли указанных выше редких генотипов в эволюции, микроэволюции и практической селекции, а также целесообразность их охраны позволяют сделать следующие обобщения и практические рекомендации.

Необходимо осуществлять поиск в лесах и лесопосадках различных почвенно-климатических зон СССР исполинских триплоидных форм и тетраплоидных экземпляров лиственных пород, а также спонтанных аллополиплоидов (амфиплоидов), мутаций и гибридов. Определенный интерес представляют также толерантные и устойчивые к загрязнению окружающей среды формы.

Критериями спонтанной триплоидии, сочетающейся с гетерозисным эффектом, считаются более крупные размеры листьев, почек, пыльников и сережек, а также запирающих клеток устьиц. То же можно сказать и в отношении аутотетраплоидов. Однако показатель размера устьиц, как отмечалось, не всегда обеспечивает достоверность различий, варьирует и не может быть критерием полиплоидности без цитологического анализа.

С обнаруженными в природе, а также экспериментально полученными редкими генотипами должна проводиться дальнейшая работа с целью их охраны, селекции, разработки способов размножения и др. В частности, гибридный гетерозис индуцированных амфидиплоидов

секции белых тополей можно закрепить благодаря их хорошей способности к вегетативному размножению порослью (пневой и корневой) и окулировкой (Навалихина, Щепотьев, 1966). Аутотетраплоиды следует размножать путем прививок и высаживать на специализированных семенных плантациях вместе с диплоидами того же или другого вида, с которыми они способны образовывать триплоидное гибридное потомство, обладающее гетерозисными свойствами. Это даст возможность получать ценные семена в течение длительного времени и без каких-либо дополнительных затрат труда и средств (Картель, Манцевич, 1970). В отношении же исполинских триплоидов листовенных пород должны быть разработаны способы их массового размножения с целью дальнейшего внедрения в производство.

Создание банков консервированных геномов можно рассматривать как важное средство сохранения редких и исчезающих видов и получения ценного коллекционного материала.

Имеются реальные возможности создания архивов семян и пыльцы лесных древесных растений — это один из действенных методов сохранения генофонда. Разрабатываются также методы сохранения генофонда в виде культуры тканей из глубокозамороженных объектов. Описанные способы криоконсервации, особенно верхушечных меристем и пыльцы, представляют несомненный интерес в проблеме охраны редких генотипов: поли- и анеуплоидов, мутаций, гибридов. Перспективна также консервация геномов с добавочными и кольцевыми хромосомами, относительно большим количеством вторичных перетяжек и др., которые в процессе работы можно одновременно контролировать и цитологически.

Кроме функций консервации геномов, методы тканевой культуры верхушечных меристем и пыльцы сами по себе представляют научное и практическое значение. В частности, метод выращивания растений из меристем уже применяют для оздоровления и размножения посадочного материала продовольственных культур и некоторых цветов (орхидей) [16].

Получение мужских гаметофитов из пыльцы — эффективный способ создания гомозиготных диплоидов, который может представлять интерес в селекции хвойных пород на продуктивность. Добавляя в питательную среду, в которой культивируются меристемы, колхицин и другие метангингибиторы, можно при больших сроках воздействия получать и стабильные тетраплоиды.

Воздействуя на меристемы мутагенными факторами, можно, по-видимому, индуцировать и мутации. По данным Г. П. Бутовой и др., культивируемые клетки высших растений могут быть источником и спонтанного образования мутантных форм в связи с наличием у них многочисленных аберраций хромосом [110].

Можно также предположить возможность использования суспензий клеток меристем, каллусных культур пыльцевых зерен, эндосперма и

других эмбрионидов различных видов для получения протопластов (клеток без оболочек) и последующей гибридизации последних с целью создания гибридных форм. Гибридизация путем слияния изолированных протопластов (клеточная инженерия) позволяет получать гибриды растений без полового скрещивания. Таким путем можно скрещивать филогенетически отдаленные виды, чего нельзя достигнуть при обычной половой гибридизации.

Является ли возникновение в природе толерантных и устойчивых к антропогенным факторам генотипов способом охраны генофонда или нет? На этот вопрос, по-видимому, следует ответить отрицательно. Толерантные и устойчивые генотипы скорее всего представляют собой не реализацию наследственной нормы реакции на антропогенные воздействия и экологические факторы, а новообразования.

В качестве одного из примеров генетической реакции растений на условия среды можно привести данные А. И. Ирошникова и др. [40]. Установлено, что в изолированных популяциях сосны обыкновенной в центральной части Тувы, на юге Забайкалья, юго-западе Алтая и северо-востоке Казахстана наблюдалась повышенная встречаемость кустарниковидных, карликовых, полукарликовых и других форм, среди которых большое распространение имели стерильные и полустерильные особи. Цитологическим анализом семенного потомства этих форм был выявлен широкий спектр их хромосомной изменчивости. В частности, обнаружены миксоплоиды с $2n = 24, 25, 28, 46, 48, 52$ и анеуплоиды с $2n = 22$ и 25 хромосомами, а также многочисленные структурные перестройки: различные типы кольцевых хромосом, дицентрические хромосомы, хромосомы со спутником классической формы, не характерные для сосны, и др. Установлена и относительная стабильность перестроек, что свидетельствует об их мутационной природе.

В связи с этим предполагается, что хромосомные мутации способствуют созданию генома, более адаптированного к экстремальным условиям за пределами основного ареала. К сожалению, работ по изучению генетических и цитогенетических механизмов становления толерантных и устойчивых к загрязнению форм пока нет.

Можно полагать, что некоторые из них представляют собой наследственные изменения — мутации, индуцированные загрязняющими веществами. В качестве подтверждения этому можно сослаться на факт мозаичной пятнистости листьев, наблюдаемый при спонтанной изменчивости и искусственной фумигации. Не исключено также, что эти формы отбираются на провокационном фоне (в загрязненной среде) за счет спонтанной селекции и адаптационных возможностей.

Для решения этого вопроса необходимы генетические, цитогенетические, изoenзимные и другие исследования, с помощью которых представится возможность не только расшифровать феномен толерантности, но и наметить пути индуцирования толерантных генотипов.

Изучение природного разнообразия лесных древесных растений необходимо для познания эволюции видов, их дифференциации и микроэволюционных процессов. Выявление закономерностей географической изменчивости популяций древесных пород, их генотипической структуры, а также свойств отдельных генотипов позволяет рационально использовать генофонд разных видов растений, осуществлять их охрану, вести селекцию и семеноводство, что открывает определенные перспективы не только сохранения, но и повышения продуктивности, качества и устойчивости лесных насаждений.

Многие исследователи [85, 89, 122 и др.] справедливо считают, что охрана вида, тем более редкого и исчезающего, включает в себя сохранение всего внутривидового разнообразия, что требует его предварительной инвентаризации. Следует, однако, отметить, что внутривидовые таксоны разного ранга, а также локальные эколого-географические группировки (популяции) различаются не только многими биологическими (морфологией, анатомо-гистологическими особенностями, происхождением, потребностями в факторах питания и условиях обитания и др.) и хозяйственными признаками (интенсивностью роста, продуктивностью по выходу древесины, устойчивостью к болезням и вредителям и пр.), но и спецификой генетического аппарата. Тем не менее изменения генетической структуры, вызванные действием экологических или заведомо мутагенных факторов, не всегда реализуются фенотипически и могут быть не замечены при проведении инвентаризации или отбора. Примером этого могут служить многие генные мутации и малые хромосомные перестройки, обуславливающие проявление количественных признаков, особи с измененными кариотипами по признаку числа и локализации вторичных перетяжек или наличием добавочных хромосом и др., которые внешне часто не отличаются от особей основного генетического типа.

Для обнаружения таких наследственных изменений нужны специальные исследования с применением цитологических, биохимических и других методов. То же относится и к так называемой "плюсовой селекции", т. е. селекции и семеноводству плюсовых деревьев, среди которых могут быть обладатели дефектных генотипов, на что указывалось выше, и в отношении которых также необходим цитологический контроль. В сравнении с этим геномные мутации (изменения числа хромосом), и особенно аутополиплоиды и гаплоиды, проявляются во всех случаях и служат ценным исходным материалом для лесной селекции и лесного семеноводства. Аналогичную точку зрения можно высказать и в отношении визуально обнаруживаемых спонтанных мутаций и гибридных популяций.

В условиях все нарастающих темпов антропогенных воздействий

особую значимость для практических задач восстановления лесов приобретают исследования наследственной основы древесных растений, которые в перспективе должны обеспечить возможность восстановления древостоев новыми, устойчивыми в конкретных условиях продуктивными поколениями. В этой связи развернувшиеся в нашей стране и за рубежом исследования внутривидовой изменчивости древесных растений сопровождаются расширением сравнительного изучения их кариотипов как наглядного показателя генотипической структуры. Соответственно инвентаризация внутривидовой, меж- и внутрипопуляционной изменчивости лесных древесных пород, решение проблемы охраны их генофонда и повышения продуктивности лесов возможны в результате проведения не только широких ботанико-лесоводственных исследований, но и при использовании других вспомогательных методов (кариотипических, электрофоретических, цитологических, фенетических и др.), а также методов селекции, основанных на знании законов генетики.

Инвентаризацию всего внутривидового разнообразия редких и исчезающих видов древесных и других растений, включенных в Красную книгу СССР и Красные книги союзных республик, следует в первую очередь осуществлять в биосферных заповедниках, привлекая для этой цели соответствующих специалистов — лесоводов, ботаников, генетиков, цитологов, биохимиков и др. Однако, по известным нам сведениям, подобная работа ни в одном из биосферных заповедников СССР не была проведена.

Следует еще раз обратить внимание на некоторые дискуссионные и требующие дальнейшего решения проблемы.

Выше были представлены сведения о популяциях в трактовке Л. Ф. Правдина [74, 91], С. А. Мамаева [61, 62] и других авторов. Предполагается также, что в популяциях единоборствуют естественный отбор и наследственные свойства организмов, из которых побеждают те, которые приобрели преимущества в виде мутаций или удачных рекомбинаций [76]. Популяция, а не один организм выступает как единица эволюции вида, поскольку один организм не может нести в себе всю информацию о виде. Правда, с последним можно не согласиться, поскольку одна популяция тоже не может быть обладателем генофонда вида — это применительно лишь к совокупности популяций.

Считается, что кариотипические отличия географически отдаленных популяций являются показателем микроэволюционных процессов внутри вида, а изменения количества или морфологии хромосом отражают изменения их внутренней структуры и дают начало новым генотипам. Последнее подтверждается, кроме приведенных ранее примеров, и результатами работ, в которых было исследовано 15 географических популяций сосны обыкновенной и обнаружены между ними различия по количеству хромосом со вторичными перетяжками, локализации последних, частоте их встречаемости в определенных парах хромосом и др. [107].

В некоторых случаях имеет место дифференциация популяций лесных древесных растений на разные категории. Например, С. Н. Санников и др. выделяют три ранга популяционных структур сосны обыкновенной: географические группы популяций (расположены в дизъюнкциях ареала); экологические группы популяций (в отдельных урочищах) и элементарные популяции — низшая единица структуры вида с гипотетически определяемыми границами [110].

Полимеризируя по поводу указанного в перечисленных публикациях определения популяции, генофонд которой рассматривается как смесь различных генотипов и отдельных мутаций в неодинаковых для разных популяций концентрациях, было бы, по нашему мнению, целесообразно считать популяцию микроэволюционной, а не эволюционной структурой, поскольку рамки именно микроэволюции ограничиваются событиями, происходящими внутри видов. Однако в этом толковании в качестве элементарных микроэволюционных единиц следовало бы рассматривать не популяции, а внутривидовые структуры, особенно обладатели редких генотипов.

Представленному определению популяции можно противопоставить ее оригинальное толкование (Иоганнсен, 1935), в котором популяция (лат. *populatio*) рассматривалась как смесь гетерозигот в отличие от чистых линий, представляющих собой гомозиготные единицы, возникающие в результате ускородственных скрещиваний. Дифференциация на популяции и чистые линии (биотипы), подобная той, которая разработана Иоганнсеном, имеет место и в проявлении спонтанной изменчивости микроорганизмов, а также в исследованиях по их практической селекции [64].

Аналогичное определение популяции встречается и применительно к сосудистым растениям. В этом случае вид рассматривается как совокупность популяций, а каждая популяция характеризуется специфическими условиями местообитания (экологическими и ценобиотическими) и составом биотипов [116]. При этом под биотипом понимается элементарная внутривидовая единица, являющаяся совокупностью генетически одинаковых особей. Предполагается, что при оценке популяций в условиях культуры на одинаковом фоне выявляется их биотипический состав.

По мнению А. К. Скворцова, популяция могла бы быть полноценным внутривидовым таксоном в случае ее четкой естественной отграниченности. Однако такое явление имеет место только в сравнительно редких случаях. Поэтому термин "популяция" было бы правильно употреблять в его первоначальном значении (население) без каких-либо ограничений: для любой территории, способа размножения, степени генетической однородности или разнородности (Скворцов, 1982).

Несмотря на некоторую противоречивость самого толкования понятия "популяция", исследователи признают ее гетерогенность наряду с определенной общностью составляющих ее элементов. К этому мож-

но еще добавить, что в настоящее время популяционный анализ и изучение популяций занимают одно из первых мест в руководствах по общей генетике, экологии, эволюции растительного и животного мира. Тем более представляет интерес изучение и сохранение редких популяций, в том числе и лесных древесных пород.

Количество вторичных перетяжек в хромосомах, выявляемых при кариотипическом анализе, рассматривается как один из показателей адаптационных возможностей организма. Другим, аналогичным показателем считается количество ядрышек, которые осуществляют синтез РНК и таким образом через рибосомы участвуют в синтезе белка.

Относительно большое количество вторичных перетяжек в ряде случаев находится в прямой связи с числом ядрышек в интерфазных ядрах, что показано, например, на кедровых соснах: у кедра сибирского их было от 4 до 14, у кедра корейского и кедрового стланика — от 4 до 12. Аналогичное явление имело место у сосны зльдарской [72]. Следовательно, критерий "количество ядрышек" можно также учитывать при установлении межпопуляционных различий лесных древесных растений и тем более потому, что обнаружение их — дело более простое, чем проведение кариотипического анализа.

В настоящее время получены убедительные доказательства роли спонтанной и индуцированной полиплоидии и мутагенеза растений, в том числе и древесных, в их микро- и макроэволюции (эволюции), а также практической селекции. Некоторое исключение составляет возможность реализации полиплоидии у хвойных пород, первоначальная эволюция которых происходила на основе замены генов, а не за счет изменений числа хромосом. В соответствии с этим представляется целесообразной разработка в дальнейших исследованиях генетических основ отбора в природных популяциях и экспериментального получения хозяйственно ценных форм лесных древесных растений методами полиплоидии, мутагенеза и гибридизации.

Обобщая имеющиеся данные по проблеме полиплоидии, мутагенеза и гибридизации у лесных деревьев и кустарников, можно наметить направления практической деятельности:

продолжение изучения роли и определения места полиплоидии и мутагенеза в эволюции древесных растений в совокупности с анализом причин их происхождения;

поиск в лесах и лесопосадках (в том числе и на заповедных территориях) исполинских триплоидных форм и тетраплоидных экземпляров лиственных пород, спонтанных мутантов и гибридов;

разработка мер охраны названных категорий редких генотипов, а также способов их размножения и дальнейшей селекции с целью внедрения в производство;

экспериментальное получение тетраплоидных индивидов лиственных древесных пород и индуцирование мутаций при использовании генотипически разнообразного исходного материала и последующее приме-

нение их в селекции для выведения новых ценных форм и сортов;

Неоднократно упоминалось об известной аналогии спонтанных и индуцированных мутантов. Примером этому могут быть индуцированные хлорофильные мутации сосны обыкновенной со светлой, а впоследствии и с желто-зеленой хвоей (Бенгус, 1983). Данный тип мутаций повторяет имеющиеся в природе белохвойные или серебристо-конечные формы елей сибирской и европейской (см. гл. III).

Вопросы размножения и соответственно сохранения, а также рационального использования таких редких генотипов лесных древесных растений, как гапло- и полиплоиды, мутации и др., должны быть в центре внимания работников службы охраны и селекционеров. По этому вопросу высказывается много предложений. По-видимому, в целях улучшения качественного состава лесов наряду с испытанием потомства плюсовых деревьев большого внимания заслуживают исследования по использованию гетерозиса у древесных пород, гетерозиса у триплоидов дуба, березы, осины и др. [42].

Решение проблемы повышения продуктивности лесов и охрана их генофонда возможны только при условии широкого использования методов селекции лесных древесных растений, основанных на знании законов генетики и физико-химической биологии. Не меньшее значение в вопросах охраны и воспроизводства ценных генотипов лесных деревьев имеет генетический мониторинг, т. е. слежение за теми последствиями в генетике популяций растений (в том числе и лесных древесных), которые наступают в результате нарушений в биосфере.

Для создания лесов будущего необходимы последовательное изучение генетической природы лесных древесных растений и разработка теоретических основ современного лесоводства, экологии и биогеоценологии, разработка эффективных мероприятий по повышению продуктивности, качественного состава и устойчивости лесных насаждений к неблагоприятным факторам среды методами генетики, селекции, семеноводства и интродукции.

Введение в культуру новых форм и сортов (редких генотипов в нашем понимании) древесных растений за счет естественного формового разнообразия или результатов экспериментальных воздействий улучшит продуктивность и иные хозяйственно ценные показатели наших лесов и сделает возможным создание промышленных плантаций в соответствии с современными требованиями. Сохранение и рациональное использование генетического фонда древесных пород в настоящее время — перспектива восстановления утраченных лесных ресурсов для грядущих поколений.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абатурова Г. А., Шершукова О. П. Кариологическая характеристика популяций сосны обыкновенной в азиатской части СССР. — Цитология и генетика, 1981, т. 15, № 1, с. 18–22.
2. Авров Ф. Д. Биологические основы формирования прививочных плантаций лиственницы в Южной Сибири. — Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Воронеж: Воронежский лесотехнический институт, 1981. — 17 с.
3. Анциферов Г. И., Чемарина О. В. Селекция и семеноводство дуба черешчатого в северной лесостепи РСФСР. — В кн.: Дубравы и повышение их продуктивности. М.: Колос, 1981, с. 80–95.
4. Бакулин В. Т. Получение полиплоидных форм у некоторых видов тополя с помощью колхицина. — Изв. СО АН СССР. Новосибирск: Наука, 1977, вып. 2, № 10, с. 68–75.
5. Бакулин В. Т. Анатомическое строение древесины у индуцированных полиплоидов тополя. — Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук. — Новосибирск: Наука, 1980, вып. 1, № 5, с. 25–30.
6. Белостокая С. Х. Особенности развития мужского и женского гаметофита сосны обыкновенной при внутривидовой и межвидовой гибридизации. — Лесоведение, 1979, № 5, с. 61–72.
7. Белоус В. Н. Научные основы элитного семеноводства дуба черешчатого в лесах Правобережья Украинской ССР. — Автореф. дис. на соиск. учен. степ. д-ра с.-х. наук. Киев: Украинская сельскохозяйственная академия, 1980. — 53 с.
8. Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Риса*. — Тр. ин-та экол. раст. и жив. УНЦ АН СССР, 1974 (1975), вып. 90, с. 60–68.
9. Бородина Н. А. Использование биостимуляторов при получении колхиплоидов. — В кн.: Материалы III съезда ВОГиС им. Н. И. Вавилова. Генетика и селекция растений. Л.: Всесоюзное общество генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова при АН СССР. — 1977, ч. 1, с. 71.
10. Бородина Н. А. Полиплоидия в интродукции древесных растений. — М.: Наука, 1982. — 176 с.
11. Бударагин В. А. Анализ кариотипов изолированных популяций сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в Северном и Центральном Казахстане. — Генетика, 1973, т. 9, № 9, с. 41–52.
12. Бударагин В. А. Кариологическая характеристика сосны обыкновенной и пихты сибирской Казахстана. — Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Алма-Ата: КГУ им. С. М. Кирова, 1973. — 114 с.
13. Буторина А. К., Исаков Ю. Н., Мурая Л. С. Хромосомный механизм адаптации сосны обыкновенной к условиям произрастания на болоте. — В кн.: Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды (тез. докл.). Петрозаводск: Институт леса карельского филиала АН СССР, 1981, с. 14–15.
14. Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами. — ДАН СССР, М.: Наука, 1979, т. 248, № 4, с. 977–979.
15. Буторина А. К., Мурая Л. С., Машкина О. С., Высоцкий А. А. Новый тип мутации у сосны. — Генетика, 1985, т. 21, № 1, с. 103–111.
16. Вепринцев Б. Н., Ротт Н. Н. Проблема сохранения генофонда. — М.: Знание, 1985. — 64 с.
17. Взаимодействие между преобразованиями окружающей среды и адаптивной демографической и генетической структурой народонаселения / Ред. колл.: Ю. П. Алтухов, М. С. Бедный и др. (тез. докл. международной конф. по проекту № 12 программы ЮНЕСКО "Человек и биосфера"). — М.: Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова АН СССР, 1984. 336 с.

18. Габриэлишас Р. Б. Кариологическое исследование ели обыкновенной в Литовской ССР. — Лесоведение, 1972, № 2, с. 76–78.
19. Габриэлян Э. Ц., Денисова Л. В., Камелин Р. В. и др. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. — Л.: Наука, 1981. 264 с.
20. Ганчев П. Гибридизация и экспериментальный мутагенез при нахождении видов от секции *Leuce* род *Populus* как методы за генетични прочувания и селекция на нови форми. — Горскостопанска наука. София: Издательство на българската Академия на науките, 1975. Год. 12, № 2, с. 3–15.
21. Гегельский И. Н. Биологическая и таксономическая оценка гибридных форм дуба. — Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1978, № 109, с. 17–22.
22. Генетические последствия загрязнения окружающей среды. Материалы секции генетических аспектов проблемы "Человек и биосфера" / Под ред. акад. Н. П. Дубинина. — М.: Институт общей генетики АН СССР, 1980. — 238 с.
23. Генетические последствия загрязнения окружающей среды. Тез. докл. на заседании секции генетических аспектов проблемы "Человек и биосфера" / Под ред. акад. Н. П. Дубинина, Орджоникидзе: Северо-Осетинский государственный университет им. К. Л. Хетагурова, 1986. — 172 с.
24. Гетко Н. У., Бургански В. Л., Сименчыкава Л. М. Анатомическая структура листа здоровых растений у связи с газустойчивостью. — Весті АН БССР. Сер. біял. наук, 1985, № 4, с. 12–17.
25. Грант В. Видообразование у растений. — М.: Мир, 1984. — 528 с.
26. Гриф В. Г., Агапова Н. Д. К методике описания карликовых растений. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 4, с. 550–553.
27. Гурзенков Н. Н. Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока. — Комаровские чтения, 1973, вып. 20, с. 47–62.
28. Даченко А. М., Бударагин В. А. О природе чернокорых особой березы повислой. — Лесоведение, 1976, № 4, с. 88–90.
29. Джафаров Н. А., Турчанинова Л. В., Алекперова О. Р. Искусственное создание недостающих звеньев (5х–22х) полиплоидного ряда рода шелковицы. — В кн.: XIX Международный генетический конгресс, секционные заседания. М.: Наука, 1978, ч. 2, с. 148.
30. Дубинин Н. П. Общая генетика. — М.: Наука, 1976. — 590 с.
31. Дубинин Н. П. Мутагены среды и наследственность человека. — В кн.: Генетические последствия загрязнения окружающей среды. М.: Наука, 1977, с. 3–20.
32. Дубинин Н. П., Пашин Ю. В. Мутагенез и окружающая среда. — М.: Наука, 1978. — 128 с.
33. Дударь Ю. А., Воложенко З. К. Сохранение популяций редких и исчезающих видов растений в искусственно сформированных растительных сообществах. — В кн.: Воспроизводство, охрана и рациональное использование природных растительных ресурсов. Ставрополь: Ставропольский НИИ сельского хозяйства, 1983, с. 139–150.
34. Духареv В. А., Правдин Л. Ф. Естественный мутационный процесс в популяциях сосны обыкновенной. — Лесоведение, 1983, № 4, с. 10–14.
35. Дыренков С. А. О принципах жесткой резервации территорий. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 3, с. 392–394.
36. Ена В. Г. Природа Крыма на страницах Красных книг. — В кн.: Экологические и природоохранные аспекты изучения Горного Крыма. Симферополь: СГУ им. М. В. Фрунзе, 1985, с. 3–8.
37. Иевлев В. В. Отдаленное внутривидовое скрещивание сосны обыкновенной в Центрально-Черноземной области. — В кн.: Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных древесных пород. Воронеж: Центральный НИИ лесной генетики и селекции, 1975, вып. 2, с. 69–73.

38. Иевлев В. В., Буторина А. К., Мурая Л. С. Естественный триплоид дуба черешчатого *Quercus robur* L. — Докл. АН СССР, 1978, т. 238, № 2, с. 470—473.
39. Ирошников А. И. Полиморфизм популяций кедра сибирского. — В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: 1974, с. 77—103.
40. Ирошников А. И., Сунцов А. В., Муратова Е. Н. Изменчивость хромосом в популяциях сосны обыкновенной. — В кн.: Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Институт леса Карельского филиала АН СССР, 1981, с. 48—50.
41. Исаков Ю. Н., Буторина А. К., Мурая Л. С. Геномные мутанты хвойных пород. — В кн.: III съезд Всесоюзного общества генетики и селекции им. И. И. Вавилова (тез. докл.). Л.: Наука, 1977, т. 1, с. 196.
42. Исаков Ю. Н., Буторина А. К., Мурая Л. С. Обнаружение спонтанных гаплоидов и перспективы их использования в лесной генетике и селекции. — Генетика, 1981, т. 27, № 4, с. 707—710.
43. Кениг Г. Ф. Об охране эндемичных древесных растений в долине Сырдарьи. — В кн.: Проблемы освоения пустынь. Ашхабад: Ылым, 1985, № 5, с. 79—81.
44. Кириченко О. И. Характеристика карнотипа сосны обыкновенной из Боярского лесхозага Киевской области. — В кн.: Лесоводство и агролесомелиорация. Вып. 48. Селекция, семеноводство и лесные культуры. Киев: Урожай, 1977, с. 26—31.
45. Козьмин А. В., Буторина А. К. Спонтанный триплоид березы карельской. — Лесоведение, 1985, № 6, с. 71—75.
46. Корнева Е. И. Селекция и семеноводство мяты. Серия: Лекарственное растениеводство. — М.: Обзорная информация ЦБНТИ Медпром, 1984, № 2. — 42 с.
47. Коропачинский И. Ю. Анализ гибридогенной изменчивости *Betula pendula* Roth и *Betula microphylla* Vge. в Алтае-Саянской горной области. — Изв. АН СССР. Сер. биол. наук, 1971, вып. 2, № 10, с. 25—32.
48. Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация лесообразующих пород СССР и ее лесохозяйственное значение. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1979, вып. 1, № 5, с. 29—36.
49. Кравчук Ю. П. Лес и охрана природы. — Кишинев: Картя Молдовеняскэ. — 270 с.
50. Круклис М. В. Кариологические особенности *Picea obovata* Ldb. — Лесоведение, 1971, № 2, с. 76—84.
51. Круклис М. В. Кариологические особенности лиственницы Чекановского (*Larix czekanowski* Sz.). — В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1974, с. 11—19.
52. Лаптев Ю. П. Гетероплоидия в селекции растений. — М.: Колос, 1984. — 248 с.
53. Лебедев Д. В. Памяти А. Н. Луткова. — Природа, 1970, № 12, с. 47.
54. Лигачев И. Н. Естественные мутации северокавказских дубов как фактор формообразования. — В кн.: Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. М.: ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства, 1975, с. 8—19.
55. Лутков А. Н., Лебедев Д. В. Классик советской генетики. — Природа, 1970, № 12, с. 41—47.
56. Лутков А. Н., Раджабли Е. П. Полиплоидия и перспективы ее использования в селекции сельскохозяйственных растений. — В кн.: Практические задачи генетики в сельском хозяйстве. — М.: Наука, 1971, с. 149—168.
57. Любавская А. Я. Лесная селекция и генетика. — М.: Лесная промышленность, 1982. — 285 с.
58. Магомедмирзаев М. М. Структура популяций на контакте ареалов близких видов и проблема интрогрессивной гибридизации растений. Сообщение I. —

- В кн.: Фенетика и генетика природных популяций растений. Махачкала: Дагестанский филиал АН СССР, 1978, с. 34–48.
59. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 460 с.
 60. Мамаев С. А., Князев М. С. Интродукция растений как метод сохранения редких видов. — В кн.: Общие проблемы охраны растительности. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1984, т. 1, с. 136–140.
 61. Мамаев С. А., Махнев А. К. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 140–150.
 62. Мамаев С. А., Махнев А. К. Научные основы охраны генетического фонда древесных растений в лесах Сибири. — В кн.: Общие проблемы охраны растительности. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1984, т. 1, с. 94–99.
 63. Мащевач Е. Д. Некоторые итоги отдаленной внутривидовой гибридизации сосны обыкновенной. — В кн.: Лесоведение и лесное хозяйство. Минск: Высшая школа, 1975, вып. 10, с. 202–205.
 64. Мацкевич Н. В. Спонтанная изменчивость и кариология несовершенных грибов. — М.: Наука, 1981. — 184 с.
 65. Машкин С. И., Буторина А. К., Белозерова М. М. и др. Сравнительное изучение кариотипов сосны меловой (*P. cretacea* Kalen.) и сосны обыкновенной (*P. silvestris* L.) в популяциях Центрального Черноземья. — В кн.: Генетика, селекция и интродукция лесных пород. Воронеж: ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства, 1974, вып. 1, с. 10–31.
 66. Миланов Р. Эльдарский бор в България. — Природа, 1982, т. 31, № 3, с. 70–72.
 67. Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений и ее значение для лесной селекции. — В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970, с. 75–79.
 68. Молотков П. И. Развитие клонового семеноводства на Украине. — В кн.: Лесоводство и агролесомелиорация. Киев: Урожай, 1977, вып. 48, с. 3–10.
 69. Молотков П. И., Патлай И. Н., Давыдова Н. И. Селекция лесных пород. — М.: Лесная промышленность, 1982. — 221 с.
 70. Муратова Е. Н. Кариотипы кедровых сосен. II. Кариотип *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. — Цитология, 1979, т. 20, № 7, с. 849–855.
 71. Муратова Е. Н. Кариологическое исследование кедровых сосен Сибири и Дальнего Востока. — Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. — Новосибирск: Ин-т цит. и ген. СО АН СССР, 1982. — 16 с.
 72. Муратова Е. Н. Кариологическое изучение сосны эльдарской. — Лесоведение, 1985, № 5, с. 63–70.
 73. Муратова Е. Н., Круклис М. В. Содержание ДНК у голосеменных растений в связи с их эволюцией. — Успехи современной биологии, 1981, т. 91, вып. 1, с. 29–48.
 74. Научные основы селекции хвойных древесных пород. / Под ред. Л. Ф. Правдина. — М.: Наука, 1978. — 186 с.
 75. Некрасов В. И. Некоторые теоретические вопросы формирования интродукционных популяций лесных древесных пород. — Лесоведение, 1971, № 5, с. 26–31.
 76. Особенности формирования популяций сосны обыкновенной / Под ред. В. И. Некрасова. — М.: Наука, 1984. — 128 с.
 77. Памяти Александра Николаевича Луткова. — Генетика, 1971, т. 7, № 6, с. 163–164.
 78. Парфенов В. И. Естественная гибридизация и формирование систематически близких видов дендрофлоры Белоруссии. — Тр. ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1974, вып. 89, с. 40–46.
 79. Патлай И. Н., Молотков П. И. Опыт межформовых скрещиваний сосны обыкновенной на Украине. — В кн.: Всесоюзное совещание по отдаленной гибри-

дизайна растений и животных (тез. докл.) М.: ГБС АН СССР, 1981, с. 460–461.

80. Пираге Д. Защита генных ресурсов лесных древесных в Латвии. — В кн.: Охрана и рациональное использование генофонда древесных пород и недревесных растений леса. Каунас: Гирионис, 1985, т. 1, с. 6–10.
81. Положение о выделении и сохранении генетического фонда древесных пород в лесах СССР. — М.: Центральное бюро научно-технической информации Гослесхоза СССР, 1982. — 22 с.
82. Полозова Л. Я., Санина И. В. Сравнение генетической структуры популяций ели европейской, ели сибирской и популяций в зоне контактов их ареалов. — В кн.: XIV Международный генетический конгресс, секционные заседания (тез. докл.) М.: Наука, 1978, ч. 2, с. 113.
83. Понерт Й. Механизмы микроэволюции покрытосеменных растений. — Тбилиси: Мецниереба, 1979. — 337 с.
84. Попов А. С. Сохранение семян и меристем высших растений с помощью глубокого замораживания. — Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1982. — 14 с.
85. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская. — М.: Наука, 1975. — 177 с.
86. Правдин Л. Ф. В. Н. Сукачев — основоположник лесной генетики и селекции. — Лесоведение, 1980, № 3, с. 13–23.
87. Правдин Л. Ф. Проблемы современной лесной генетики и селекции. — В кн.: Чтения памяти академика В. Н. Сукачева. I. Вопросы лесной генетики и фитоценологии. М.: Наука, 1983, с. 5–32.
88. Правдин Л. Ф., Бударягин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород. — Лесоведение, 1972, № 2, с. 67–75.
89. Правдин Л. Ф., Драгавцев В. А. Генетические основы адаптации в лесных популяциях. — Тез. докл. на Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям в северных районах СССР. Петрозаводск: Институт леса Карельского филиала АН СССР, 1981, с. 42–44.
90. Правдин Л. Ф., Духарев В. А. Микроэволюционные процессы в популяциях сосны обыкновенной. — В кн.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Институт леса Карельского филиала АН СССР, 1984, с. 26–42.
91. Правдин Л. Ф., Кондратьев А. П. Тропическое и субтропическое лесоводство. — М.: Университет дружбы народов имени Патриса Лумумбы, 1984. — 178 с.
92. Пустовойтова Т. Н., Бородин Н. А. Особенности адаптационных реакций полиплоидных растений в условиях почвенной и атмосферной засухи. — Физиология растений, 1981, т. 28, вып. 3, с. 587–593.
93. Пути генетического улучшения лесных древесных растений / Под ред. И. С. Мелихова. — М.: Наука, 1985. — 238 с.
94. Пынзарь С. Л., Кравченко В. И. Создание и сохранение генофонда озимых пшениц в центральной зоне Молдавии. — В кн.: Генетические проблемы загрязнения окружающей среды на территории Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1980, с. 107–108.
95. Райт Д. В. Введение в лесную генетику. — М.: Лесная промышленность, 1978. — 470 с.
96. Раманаускас В. И., Туминаускас С. А. Эффект гетерозиса у сложных гибридов лиственницы. — В кн.: XIV Международный генетический конгресс, секционные заседания. — М.: Наука, 1978, ч. 2, с. 183.
97. Резникова С. А., Воробьева Г. В. Селекция мяты перечной и задачи по улучшению качества сортов. — В кн.: Селекция и семеноводство технических культур. М.: Колос, 1973, с. 352–362.
98. Ронконен Н. И. Охрана редких растений южной Карелии. — В кн.: Общие проблемы охраны растительности. — Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1984, т. I, с. 104–107.

99. Рубцов В. И. Гибридизация ольхи. — В кн.: Лесная геоботаника и биология древесных растений. Тула: Тульский политехнический институт, 1978, вып. 4, с. 98—101.
100. Рудь В. Д. Экспериментальная полиплоидия у растений из родов *Betula* L. и *Rapahanius* L. — Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Новосибирск: Институт цитологии и генетики СО АН СССР, 1973. — 37 с.
101. Саниников С. Н., Саниникова Н. С., Гришина И. В. Популяционная структура сосны обыкновенной в Зауралье. — Лесоведение, 1976, № 1, с. 76—81.
102. Сафаров И. С. Редкие и исчезающие виды дендрофлоры Восточного Закавказья и их охрана. — Ботан. журн., 1986, т. 71, № 1, с. 102—107.
103. Сидякина Т. М. Консервация микроорганизмов. — Пушкино: АН СССР, 1985. — 62 с.
104. Скупченко Л. А. Кариотип ели сибирской на севере Коми АССР. — Лесоведение, 1975, № 2, с. 70—75.
105. Старова Н. В. Селекция ивовых. — М.: Лесная промышленность, 1980. — 206 с.
106. Стародубцев В. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств Дальнего Востока СССР. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 275—277.
107. Структура и функции клеточного ядра. / Под ред. И. С. Губенко. — Новосибирск: Наука, 1975. — 216 с.
108. Сытник К. М., Мануильский В. Д. Криоконсервация и длительное хранение эмбрионов и пыльцы растений. — Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1983. — 31 с.
109. Тамм Ю. А., Ярвекюльг Л. Я. Результаты поисков триплоидной осины в Эстонской ССР. — Лесоведение, 1975, № 6, с. 19—26.
110. Тезисы докладов Всесоюзного совещания по лесной генетике, селекции и семеноводству / Отв. ред. В. И. Ермаков. — Петрозаводск: Институт леса Карельского филиала АН СССР, 1983, т. 1. — 202 с.
111. Тезисы докладов всесоюзного совещания по лесной генетике, селекции и семеноводству / Отв. ред. В. И. Ермаков. — Петрозаводск: Институт леса Карельского филиала АН СССР, 1983, т. 2. — 198 с.
112. Теоретические основы заповедного дела / Отв. ред. акад. В. Е. Соколов, чл.-корр. ВАСХНИЛ Е. Е. Сыроечковский. — М.: Связьполиграфпром, 1985. — 329 с.
113. Тимофеев-Рессовский Н. В., Яблоков А. В. Фенел, фенетика и эволюционная биология. — Природа, 1977, № 5, с. 18.
114. Тимофеев-Рессовский Н. В., Яблоков А. В., Глозов Н. В. Очерк учения о популяции. — М.: Наука, 1973. — 277 с.
115. Титов Е. В. Методы получения репродуктивного гетерозиса у кедровых сосен. — Лесоведение, 1980, № 1, с. 80—86.
116. Тихонова В. Л. Стратегия мобилизации и сохранения генофонда редких и исчезающих видов растений. — Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1985. — 34 с.
117. Химический мутагенез и создание селекционного материала / Под ред. И. А. Рапопорта. — М.: Наука, 1972. — 368 с.
118. Хорошайлов Н. Г. Национальное хранение семян мировых растительных ресурсов на Кубани. — Бюлл. ВИР, 1978, № 77, с. 3—9.
119. Хьюстон Д. Б. Генетические аспекты влияния атмосферного загрязнения на лесные деревья. — В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллин: Академия наук Эстонской ССР, 1982, ч. II, с. 26—55.
120. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. — Л.: Наука, 1981. — 509 с.
121. Чувашина Н. П., Топильская Л. А., Лучников С. В. Явление цитомиксиса у автотетраплоидных форм смородины. — В кн.: Цитогенетика и цитоэмбриология плодовых и ягодных культур. Мичуринск: Центральная генетическая лаборатория им. И. В. Мичурина, 1976, т. 17, с. 107—114.

122. Чумакова А. В. Обыкновенный ясень (*Fraxinus excelsior* L.): распространение, географическая изменчивость и охрана вида. — Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Днепропетровск: ДГУ, 1985. — 24 с.
123. Шембург М. А., Исаева Л. Н. Механические свойства древесины каменной и повислой берез и их спонтанных гибридов. — Лесоведение, 1981, № 1, с. 77 — 79.
124. Шендеров А. Н. Оптимальная плоидность ядра и ее связь с субъединичной структурой белка. — В кн.: Теоретические и практические проблемы полиплоидии. М.: Наука, 1974, с. 94 — 103.
125. Шершукова О. П. Кариотип ели аянской. — Лесоведение, 1976, № 2, с. 58 — 64.
126. Щепотьев Ф. Л. Мутационная селекция дуба (*Quercus robur* L.) — Цитология и генетика, 1973, т. 7, № 5, с. 413 — 416.
127. Щепотьев Ф. Л. Использование апомиксиса, полиплоидии и мутагенеза. — В кн.: Селекция лесных пород. М.: Лесная промышленность, 1982, с. 84 — 94.
128. Щепотьев Ф. Л., Сумская А. Н. Пострадиационная изменчивость и селекция дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.) — В кн.: Генетические и селекционные исследования в Донбассе. Киев: Наукова думка, 1978, с. 96 — 103.
129. Biggs A. R., Davis D. D. Stomatal response of three birch species exposed to varying acute doses of SO_2 . — J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1980, vol. 105, N 4, p. 514 — 516.
130. Chmelar J. Taxonomický význam počtu chromosome rodu *Salix* L. — Lesnictvi, 1979, roč. 25, č. 5, s. 411 — 415.
131. Delevoryas T. Polyploidy in gymnosperms. — In: Polyploidy (Biological Relevance). New York and London, 1980, Part II, p. 215 — 218.
132. Demeritt M. E., Jr., Gerhold H. D. Genetic evaluation in Scotch pine. II. Oxone tolerance. — The Pennsylvania State University, University Park. 1978. — 31 p.
133. Dhir N. K., Miksche J. P. Intraspecific variation of nuclear DNA content in *Pinus resinosa* Ait. — Canad. J. Genet. Cytol., 1974, Vol. 16, N 1, p. 77 — 87.
134. Dochinger L. S., Arner S. L. Needle mottle in eastern white pine seedlings: A selective parameter for air pollution sensitivity. — USDA Forest Service Res. Pap. 1978, N E-406. — 5 pp.
135. Durrieu A. Etude chromosomique des especes du genre *Pseudotsuga*. — Bull. Soc. histore natur. Toulouse, 1971, vol. 107, N 1/2, p. 58 — 78.
136. Gregorius H. R. Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. — *Silvae Genet.*, Bd. 23, H. 1 — 3, S. 22 — 28.
137. Horsman D. S., Wellburn A. R. Effect of SO_2 polluted air upon enzyme activity in plants originating from areas with different annual mean atmospheric SO_2 concentrations. — *Environ. Pollut.* 1977, vol. 13, p. 33 — 39.
138. Järvekülg L. ja Tamm U. Triploidne haab eestis. — *Metsanduslikud uurimused*. Tallin: Valgus, 1970, VIII, 31, s. 10 — 35.
139. Jeuniaux C. La conservation du patrimoine biologique. Objectifs scientifiques. — *Probio — Rev.*, 1985, 8, N 4, p. 295 — 305.
140. Johnsson H. Genetic characteristics of *Betula verrucosa* Ehrh. and *B. pubescens* Ehrh. — *Annal. Forest.*, Zagreb, 1974, vol. 6/4, p. 91 — 133.
141. Johnson L. C., Saylor L. C. El Dorado pine: an aneuploid Monterey pine cultivar. Monterey pine (*Pinus radiata* D. Don) "El Dorado" pine. — *Heredity*, 1972, vol. 63, N 5, p. 293 — 296.
142. Karnosky D. F. Evidence for genetic control of response to sulfur dioxide and ozone in *Populus tremuloides*. — *Can. J. For. Res.*, 1977, vol. 7, N 3, p. 400 — 437.
143. Kasha K. J., ed. Haploids in higher plants. Advances and potential. — *Pros. First. Int. Symp. Guelph, Ontario, Canada: University of Guelph*, 1974. — 421 p.
144. Keller F. Einfluss niedriger SO_2 — Konzentrationen auf die CO_2 — Aufnahme von Fichte und Tanne. — *Photosynthetica*, 1978, Bd. 12, H. 3, S. 316 — 322.

145. Larsen C. M. Recent advances in poplar breeding. — In: Int. Rev. Forestry Res. New York — London, 1970, vol. 3, p. 1—67.
146. Moir R. B., Fox D. R. Supernumerary chromosomes in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. — *Silvae Genet.*, 1972, vol. 21, N 5, p. 182.
147. Mok D. W. S., Peloquin S. J. Three mechanisms of 2n pollen formation in diploid potatoes. — *Canad. J. Genet. and Cytol.*, 1975, Vol. 17, N 2, p. 217—225.
148. Ohba K. Quantitative genetics in forest tree species in Japan. — *Proc. Joint IUFRO Meeting. S.02.04. Stockholm*, 1974.
149. Paves H. Lehisepoogendite kasvust vegetatsiooni perioodid. — *Metsanduslikud uurimused*. Tallin: Valgus, 1970, VIII, 44—48.
150. Pohlheim F. Untersuchungen zur Sprossvariation der Cupressaceae. 2. Ploidiechimären an der Haploiden *Thuja gigantea gracilis* nach spontaner Diploidisierung. — *Flora*, 1971, Bd. 160, S. 294—316.
151. Pohlheim F. Untersuchungen zur Sprossvariation der Cupressaceae. 4. Zur Auslese von Mutationschimären und Mutanten an der Haploiden *Thuja gigantea gracilis*. — *Arch. Züchtungsforsch.*, 1972, Bd. 2, H. 3, S. 223—235.
152. Pravdin L. F., Abaturova G. A., Shershukova O. P. Karyological analysis of European and Siberian spruce and their hybrids in the USSR. — *Silvae Genet.*, 1976, vol. 25, N 3—4, p. 89—95.
153. Price H. J., Sparrow A. H., Nauman A. F. Evolutionary and development considerations of the variability of nuclear parameters in higher plants. I. Genome volume, interphase chromosome volume and estimated DNA content of 236 gymnosperms. — *Brookhaven Sympos. Biol.*, 1974, N 25, p. 390—421.
154. Saylor L. C., Simons H. A. Karyology of *Sequoia sempervirens*: karyotype and accessory chromosomes. — *Cytologia*, 1970, vol. 35, N 2, p. 294—303.
155. Somego M. Chromosome number in four *Alnus* species of Sect. *Bifurcatus*. — *Bull. Gov. Forest Exp. Stat. Meguro*, 1976, N 287, p. 77—84.
156. Spethmann W. Arboreten und Exotenanbauten — Möglichkeiten zur Suche nach feldresistenten Baumarten. — *Forst- und Holzwirt.*, 1985, Bd. 40, H. 17, S. 457—459.
157. Teoh S. B. and Rees H. Nuclear DNA amounts in populations of *Picea* and *Pinus* species. — *Heredity*, 1976, vol. 36, N 1, p. 123—137.
158. Teoh S. B. and Rees H. B Chromosomes in white spruce. — *Proc. Roy. Soc.*, 1977, vol. 198, N 1133, p. 325—344.
159. Thor E., Gall W. R. Variation in pollution tolerance and growth among eastern white pine progenies. — *Metro. Tree. Imp. Alliance (METRYA) Proc.*, 1978, vol. 1, p. 80—86.
160. Veileux R. E., McHale N. A., Lauer F. I. 2n gametes in diploid *Solanum*: frequency and types of spindle abnormalities. — *Canad. J. Genet. and Cytol.*, 1982, vol. 24, N 3, p. 301.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Автогенетические факторы – внутренние факторы организма, под действием которых осуществляются микроэволюционные преобразования.

Адвентивные побеги (органы) – побеги, развившиеся из придаточных почек, т. е. не из эмбриональных тканей точки роста, а из более старых частей растения.

Аллели – формы (состояния) одного и того же гена, обуславливающие противоположные признаки и свойства и локализованные на гомологичных участках гомологичных хромосом; для многих генов (локусов) известны только два аллеля, из которых один – “аллель дикого типа” (свойствен дикорастущим растениям или свободноживущим животным) – большей частью доминирует над вторым аллелем (подавляет действие второго, рецессивного аллеля).

Аллоплоиды – организмы, у которых наборы хромосом различны по структуре и каждый из них может быть представлен дважды (аллодиплоид) или большее число раз.

Аллополиплоиды (аллоплоиды) – полиплоиды с удвоенным (амфидиплоиды) или многократно увеличенным числом хромосом, возникающие при отдаленной гибридизации двух или нескольких видов. В числе аллополиплоидов могут быть и аллотриплоиды, синтезированные из двух видов.

Амфидиплоиды – тетраплоидные (дважды диплоидные, аллотетраплоидные) гибриды, возникающие при отдаленной гибридизации двух видов (особый тип аллополиплоидов).

Анеуплоиды – организмы с некратно увеличенным по отношению к одинарному – гаплоидному (n) набору хромосом.

Апогамия (апогамия) – развитие нового спорофита без оплодотворения из какой-либо вегетативной клетки гаметофита (из синергид или антипод у покрытосеменных растений и т. д.).

Апомиксис – неполовое размножение, при котором не происходит слияния ядер и клеток: из неоплодотворенной яйцеклетки (партеногенез), из вегетативной клетки гаметофита.

Архегоний – женский генеративный орган мхов, папоротников и голосеменных растений, в котором развивается яйцеклетка.

Аутополиплоиды (автополиплоиды) – организмы с кратно увеличенным числом хромосом в пределах одного вида.

Бивалент – две гомологичные хромосомы диплоидного организма, конъюгирующие в мейозе.

Веретено – состоящий из нитей ахроматический компонент клетки, с помощью которого осуществляется движение хромосом к полюсам клетки в митозе и мейозе.

Гаметофит – половое поколение (половая фаза) жизненного цикла развития; ядра гаметофита гаплоидные.

Гаметы – половые клетки, которые, сливаясь попарно, образуют зиготу, дающую начало новому организму; гаметы с соматическим набором хромосом ($2n$) называют нередуцированными; слияние нередуцированных гамет при оплодотворении приводит к возникновению полиплоидных особей.

Гаплоидный набор хромосом – одинарный (половинчатый) набор хромосом, в котором каждая хромосома встречается один раз; в норме – набор хромосом гамет (n).

Гаплоиды – организмы, содержащие в соматических клетках одинарный (у диплоидных видов) или вдвое уменьшенный (у полиплоидных видов) набор хромосом.

Ген – материальная единица наследственности, находящаяся в хромосоме

клеточного ядра, передающаяся из поколения в поколение и определяющая развитие того или иного признака или функции организма; наряду с ядерными существуют внеядерные гены, локализующиеся в определенных структурных элементах цитоплазмы.

Генетический мониторинг — слежение за теми последствиями в генетике популяций растений, животных и человека, которые наступают в результате загрязнения окружающей среды.

Геном — гаплоидный набор хромосом, иначе, минимальный набор структурно и функционально неодинаковых хромосом.

Генотип — совокупность всех наследственных факторов (генов) организма; в данном изложении имеется в виду совокупность всех локализованных в хромосомах генов организма.

Генофонд — совокупность генов одной популяции или одного вида; генофонд каждой популяции является основой процесса образования микроразноличных структур, отличается от генофонда любой другой популяции; генофонд вида представляет генетическую программу составляющих его популяций и организмов.

Гетерозигота — особь, дающая несколько типов в генетически различных половых клеток (например, А и а).

Гетерозис — наблюдаемое у гибридов первого поколения — F_1 (или по томства от воздействия) свойство превосходить по определенным признакам лучшую из родительских форм или среднее значение показателя признака двух родителей (то же в отношении исходной формы, на которую воздействовали индуцирующим агентом).

Гетеропикноз — продольная дифференциация хромосом в интерфазе на эухро- и гетерохроматиновые сегменты.

Гетерохроматин — часть хроматина, отличающаяся структурно и функционально от другой части — эухроматина. В покоящемся (неделящемся) ядре гетерохроматин в отличие от эухроматина сохраняет способность окрашиваться; в генетическом отношении гетерохроматин считается, по-видимому, менее активным, чем эухроматин.

Гомозигота — особь, дающая генетически одинаковые половые клетки (например, А и А или а и а).

Гомозиготные линии — линии (группы организмов), возникшие от слияния гамет, идентичных по качеству и структурному расположению всех или части генов; то же при умножении хромосомных комплексов гаплоидов (антипод-гетерозиготные линии, или гетерозиготное состояние).

Гомологичные хромосомы — структурно идентичные хромосомы, в которых аналогичные локусы расположены в одинаковой последовательности; в диплоидном наборе каждая хромосома имеет гомологичного партнера, в триплоидном наборе — три гомологичные хромосомы, в тетраплоидном — четыре и т. д.

Десинапсис — нарушение процесса конъюгации гомологичных хромосом и их преждевременное (в профазе вместо анафазы первого мейотического деления) отделение друг от друга.

Диплоид — организм, имеющий два генома (2х).

Диплоидный набор хромосом — двойной набор хромосом (2х) в соматических клетках неполиплоидных организмов, в которых каждая хромосома имеет своего гомолога.

ДНК — сокращенное название дезоксирибонуклеиновой кислоты, представляющей собой важную составную часть клеточного ядра (ядерная ДНК); построена из полинуклеотидных цепей, имеющих спиральную форму. Преобладающая точка зрения свидетельствует о том, что ДНК является генетическим материалом.

Доминантный признак — признак, обусловленный аллелем, способным подавлять проявление другого (рецессивного) аллеля того же локуса хромосомы.

Изоферменты – разновидности ферментов, генетический контроль которых известен, характеризующиеся определенными различиями в аминокислотном составе.

Карิโอтип – совокупность признаков хромосом диплоидного набора (2х); определяется числом, величиной и формой хромосом, длиной плеч, количеством и локализацией вторичных перетяжек и т. д.; одна из важнейших характеристик вида.

Количественные характеристики кариотипа – а) относительная длина хромосомы – отношение длины отдельной хромосомы к суммарной длине хромосом диплоидного набора, %; б) центромерный индекс – отношение абсолютной длины короткого плеча хромосомы к длине всей хромосомы, в %; в) индекс спирализации – отношение суммарной в абсолютных единицах длины двух самых маленьких хромосом к суммарной длине двух самых больших хромосом диплоидного набора, не имеющих вторичных перетяжек, %; г) индекс локализации вторичной перетяжки – отношение расстояния от центромеры до вторичной перетяжки к общей длине плеча, имеющего вторичную перетяжку, %.

Колхицилоиды – экспериментально полученные воздействием алкалоида колхицина полиплоиды.

Конъюгация – тесный контакт хромосом в мейозе (при нормальной мейотической конъюгации – контакт гомологичных хромосом).

Кроссинговер – обмен между генами или идентичными участками хроматид гомологичных хромосом, конъюгирующих в мейозе.

Летальные гены – гены (или хромосомные аберрации), обуславливающие в гомозиготном состоянии гибель организма до достижения им половой зрелости.

Локус – участок хромосомы, соответствующий месту локализации одного определенного гена или генов.

Мегаспора (макроспора) – большая спора, из которой развивается женский гаметофит; у покрытосеменных растений из мегаспоры формируется зародышевый мешок, у голосеменных растений – архегоний.

Мегаспорогенез (макроспорогенез) – процесс образования мегаспор.

Мейоз – тип деления клеточного ядра, в результате которого число хромосом, свойственное соматическим клеткам организма, уменьшается вдвое; включает два последовательных деления ядра, которые носят названия первого и второго мейотического делений.

Меристема – образовательная ткань, состоящая из клеток, которые путем деления образуют новые клетки.

Метафазная пластинка – скопление хромосом в медиальной (срединной) плоскости веретена во время метафазы митоза и мейоза. Такое расположение хромосом наиболее удобно для их изучения.

Микроспора – спора, которая дает начало мужскому гаметофиту; у семенных растений микроспорами считаются пыльцевые зерна.

Микроспорогенез – процесс образования микроспор.

Микроспороциты – материнские клетки пыльцы, каждая из которых в ходе мейоза образует четыре гаплоидные микроспоры.

Микроэволюция – наследственная изменчивость, обуславливающая дифференциацию видов на внутривидовые структуры; происходит в пределах небольших пространств и коротких отрезков времени, доступных научному наблюдению и экспериментированию.

Миксоплоиды (химеры) – организмы, в которых смешаны разного уровня плоидности ткани и клетки.

Митоз – тип деления клеточного ядра, при котором происходит равномерное распределение между дочерними ядрами хроматид и генетического материала от одного клеточного поколения к другому; митоз имеет следующие основные стадии: профазы, метафаза, анафаза и телофаза; митозу предшествует стадия

интерфазы, в течение которой осуществляются три различные формы метаболизма (предсинтеза, синтеза ДНК и постсинтеза).

Мультивалент — объединение хромосом в мейозе, состоящее более чем из двух хромосом (например, тривалент).

Мутанты — организмы или формы, возникающие вследствие мутаций.

Мутации — прерывистые изменения генетического материала, передающиеся потомству и влияющие на проявление признаков; к числу таких изменений относятся: генные мутации — наследственные изменения, приводящие к появлению новых аллелей; хромосомные мутации — изменения структуры хромосом; геномные мутации — изменения числа целых хромосом или хромосомных наборов (анеуплоидия, полиплоидия); плазмонные мутации — изменения цитоплазматических наследственных структур; пластидные мутации — наследственные изменения пластид.

Основное число хромосом — наименьшее значение гаплоидного числа хромосом в пределах рода; некоторые роды имеют по два значения основного числа хромосом; соответственно степень пloidности возможных полиплоидных рядов данного рода определяется по отношению к этим числам.

Панмиксия — свободное скрещивание особей в пределах популяции; обмен гаметам между особями внутри популяции.

Партеногенез — развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки.

Перетяжка — неспирализованный участок хромосомы, величина и локализация которого варьирует; различают: первичные перетяжки — места локализации центров; вторичные перетяжки — ацентрические, связанные с образованием ядрышка.

Пластиды — бесцветные или окрашенные органеллы, находящиеся в цитоплазме большинства растений.

Плечи хромосомы — концы хромосомы, расположенные по обе стороны от центров.

Пloidность — набор хромосом организма, определяемый числом содержащихся в нем геномов.

Полимерные гены — неаллельные доминантные гены, действующие на один и тот же признак или свойство.

Полиплоидия — явление кратного увеличения числа хромосом.

Полиплоидные ряды — группы родственных видов в пределах рода или форм в пределах вида с возрастающим кратным увеличением основного числа хромосом.

Полиплоиды — организмы с кратно увеличенным по отношению к основному набору числом хромосом; при наличии трех, четырех, пяти, шести и т. д. наборов хромосом различают триплоиды (3х), тетраплоиды (4х), пентаплоиды (5х), гексаплоиды (6х) и т. д.; другая формулировка: особи, в ядре которых содержится больше двух геномов (больше двух наборов хромосом).

Полиэмбриония — многозародышевость семян.

Расщепление — расхождение генов аллельных пар по разным гаметам.

Редукция — уменьшение вдвое соматического числа (набора) хромосом.

Рекомбинации — образование новых комбинаций генов в результате расщепления аллельных пар и кроссинговера.

Рецессивный — аллель и обусловленный им признак, проявляющийся только в гомозиготном состоянии, т. е. при наличии в диплоиде идентичных аллелей в обеих гомологичных хромосомах.

Реципрокное скрещивание — обратное скрещивание: вместо А (женская особь) × В (мужская особь) В используется в качестве материнского растения, а А — отцовского.

Рибосомы — ультраструктуры цитоплазмы клетки, на которых происходит образование аминокислот и сбор из них молекул белка.

РНК – сокращенное название рибонуклеиновой кислоты, содержащейся в клетке наряду с ДНК; известны 3 вида РНК: находящаяся в р и босо ма х, высокомолекулярная; низкомолекулярная; информационная, или матричная.

C_0 – потомство, выращенное из воспроизводящих структур и органов растения (семян, плодов, почек, побегов и т. д.), которые подвергались воздействию колхицина; **X_0** – то же от воздействия ионизирующей радиацией или химическими мутагенами (**M_0**).

C_1 – первое поколение колхиплоидов от их самоопыления или свободного скрещивания; **X_1** – то же в отношении индуцированных мутантов.

Соматический набор хромосом – набор хромосом (2n), свойственный всем клеткам организма, не принимающим участия в оплодотворении.

Спутничные хромосомы – хромосомы, имеющие хромосому-спутник, соединенную с ними с помощью перетяжки.

Теломерные концы – естественные концы хромосом в отличие от искусственных, возникающих в результате хромосомных разрывов.

Триада – конфигурация из трех микроспор, которые возникают в ходе неправильного мейоза.

Тривалент – соединение трех хромосом в первой метафазе мейоза, свидетельствующее об аутотриплоидной природе организма; в мейозе диплоидов гомологичные (идентичные по структуре) хромосомы объединяются в пары.

Униваленты – единичные неспаренные хромосомы в первом делении мейоза.

Фенотип – совокупность всех внешних и внутренних структур и функций организма; формируется как производное генотипа организма и влияния на него окружающей среды.

Фены – элементарные генетически обусловленные морфофизиологические признаки, основной характеристикой которых является дискретность, т. е. неделимость при передаче потомству.

Хлоропласты – зеленые пластиды, в которых совершается процесс фотосинтеза.

Хроматида – одна из двух продольных функционирующих единиц хромосомы (полухромосома); хроматиды становятся оптически видимыми между ранней профазой и метафазой мейоза.

Хроматидные aberrации – структурные перестройки обеих хроматид хромосомы; типы хроматидных aberrаций: хроматидные разрывы – поперечный разрыв одной из двух хроматид, в результате которого появляются ацентрические фрагменты, в ряде случаев – хроматидные мосты (существуют еще полухроматидные разрывы, захватывающие только половину хроматид); изохроматидные разрывы – разрыв обеих хроматид в одном и том же месте, при воссоединении может происходить образование дицентрических (с двумя центромерами) хромосом; хроматидные транслокации – следствие разрыва двух хроматид в одной и той же хромосоме или в двух различных хромосомах.

Хромосомные aberrации – структурные перестройки хромосом, происходящие в тот период, когда они еще окончательно не разделены и проявляют себя как однонитчатые образования; основные типы aberrаций: разрывы – фрагментации хромосом, затрагивающие весь их поперечник и предшествующие возникновению хромосомных мутаций или потере разорванных частей хромосом (чаще концевых сегментов); интерстициальные (внутренние) делеции (см. хромосомные мутации) – два одновременных разрыва в одном плече хромосомы, как возможное следствие – воссоединение концов разрывов и образование из выпавшего сегмента кольцевой хромосомы; реципрокные транслокации (см. хромосомные мутации) – результат двух разрывов в каждой из двух различных хромосом или в различных плечах одной и той же хромосомы.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Межпопуляционные различия по структуре кариотипа и другим показателям	10
1. Межвидовые и межпопуляционные различия ели	12
Межвидовые и межпопуляционные морфологические различия	12
Межвидовые и межпопуляционные различия по структуре кариотипа	14
2. Межпопуляционные различия кариотипа и генотипа сосны обыкновенной	18
Сосна обыкновенная, подвид лесная (европейская)	18
Сосна обыкновенная, подвид кулундинская	19
Болотный экотип сосны обыкновенной	21
3. Межпопуляционные различия кариотипа кедровых сосен	25
Сосна кедровая сибирская (кедр сибирский)	25
Сосна кедровая корейская (кедр корейский)	26
Сосна кедровая стланиковая (кедровый стланик)	26
4. Кариотипы популяций других видов сосны	26
5. Межпопуляционные различия кариотипа пихты сибирской	29
6. Редкие популяции и отдельные деревья с добавочными и кольцевыми хромосомами в кариотипе	30
Глава II. Редкие гемотипы с измененными числами хромосом	37
1. Значение полиплоидии в эволюции	38
Полиплоидия в эволюции голосеменных	38
Полиплоидия в эволюции древесных покрытосеменных	39
2. Роль изменений чисел хромосом в микроэволюции	44
Гаплоиды древесных пород	44
Полиплоиды (аутополиплоиды) и анеуплоиды лиственных пород	45
Полиплоиды и анеуплоиды хвойных пород	60
Глава III. Спонтанные мутации и гибриды	66
1. Мутации и методы их обнаружения и идентификации	71
Мутации, выявляемые с помощью морфологических показателей	73
Мутации, выявляемые по морфологическим фенам и особенностям кариотипа	76
Использование возможностей электрофоретического анализа ферментов для обнаружения мутаций	78
Цитологическое обоснование реализации мутантных генов	80
2. Межвидовые и внутривидовые гибриды	81
Межвидовые гибриды и гибридные популяции	82
Интрогрессивные гибриды	83
Внутривидовая гибридизация	87
Глава IV. Экспериментальная гапло- и полиплоидия, индуцированный мутагенез и искусственная гибридизация	92
1. Экспериментальная гаплоидия	93
Получение гаплоидов с помощью культуры пыльцевых зерен	93
Получение гаплоидов с помощью культуры неоплодотворенных яйцеклеток	94
2. Экспериментальная полиплоидия	94
Полиплоиды, полученные методом скрещиваний	95

Полиплоиды, полученные воздействием полиплоидогенными веществами	100
3. Индуцированный мутагенез	119
Мутации, индуцированные физическими факторами	121
Мутации, индуцированные химическими факторами	128
4. Искусственная гибридизация	131
Внутривидовая гибридизация	132
Межвидовая гибридизация	132
Глава V. Числа хромосом полиплоидных видов и форм лесных деревьев и кустарников	142
1. Спонтанные полиплоиды голосеменных растений	143
2. Спонтанные полиплоиды покрытосеменных древесных растений	145
Глава VI. Охрана и рациональное использование генофонда и редких генотипов	166
1. Лесные генетические резерваты	168
2. Сохранение отдельных насаждений и деревьев в природных условиях	171
3. Коллекционные культуры, лесосеменные плантации и архивы клонов	172
Коллекционные культуры	173
Лесосеменные плантации	174
Архивы клонов	177
4. Сохранение генофонда растений в генных банках	178
Банки семян	178
Криоконсервация и лиофилизация геномов	180
5. Спонтанная толерантность и устойчивость растений к загрязняющим атмосферу факторам	182
Заключение	188
Библиографический список	193
Приложение	201
Словарь терминов	201